

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

МИНИСТЕРСТВО ОБЩЕГО И ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н.П. Кутафьева

МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Красноярск 1999

УДК 582 28(07)
ББК 28 591 4(Я73)
К 95

Рецензенты канд биол. наук В В Астапенко
канд биол. наук, доц Н Н Тупицина

Редактор А А Назимова

Кутафьева Н.П

К 95 Морфология грибов Учеб пособие / Краснояр гос ун-т Красноярск, 1999 171 с

В пособии дано представление о месте грибов в системе органического мира а также об устройстве вегетативного тела грибов, его таллома, о развитии и усложнении в процессе эволюции его форм Грибы размножаются спорами Описаны основные морфологические структуры на которых и под защитой которых формируются и развиваются спорогенные клетки Это конидиома зигома аскома базидиома Приведены общепринятые в микологии методики их изучения а также таблицы для определения крупных систематических групп Пособие богато иллюстрировано.

Предназначено для студентов биологических факультетов вузов лесных и сельскохозяйственных техникумов, для работников лесного хозяйства, для школьных учителей для широкого круга людей неравнодушных к познанию природы

© Н П Кутафьева 1999

ISBN 5 7638 0161-X

Светлой памяти двух близких мне людей моего мужа Колмакова Сергея Ивановича доброе отношение и помощь которого сопутствовали мне в течение всего времени работы над книгой, и коллеги по работе, преподавателя КГУ лихенолога, Кравчук Серафимы Васильевны с которой нас связывали многие годы дружбы

ВВЕДЕНИЕ

Грибы всегда вызвали интерес человека загадочностью своей природы. Их плодовые тела несущие мириады спор, появляются над почвой, на железяках на деревьях, на травянистых растениях включая культурные, неожиданно, неся опустошение, урон урожаю последних Их биохимическая и физиологическая активность не всегда поддается механизмам сопротивления самих растений и мерам воздействия на них агротехнических приемов и обработки фунгицидами Агрессия грибов, расселение и захват новых позиций в борьбе за овладение органическим миром не знают пределов. Возникли целые отрасли производства фунгицидных материалов и экологические науки, изучающие воздействие их на грибы и на окружающий мир. Такая наука как микология со времени своего возникновения давно разделилась на множество частных микологических дисциплин, изучающих экологию отдельных видов и их группировок в экосистемах естественного и искусственного происхождения их географическое распространение и сукцессию видов на субстратах цитологию грибов и их морфологию и т.д.

Традиционно грибы изучались в курсе низших растений вместе с водорослями Но грибы не растения В последние десятилетия непреложным фактом стало признание грибов как организмов представляющих, наряду с растениями, животными и микробами отдельное самостоятельное царство живой природы на Земле. Исходя из этого требуется новый подход к преподаванию микологии характеризующийся своими методами изучения.

Первой общеобразовательной дисциплиной в этом направлении является морфология грибов – наука о строении талломов грибов. С нею связана общая и научная грамотность студентов-биологов вне зависимости от того, будут они далее специализироваться в какой-либо микологической дисциплине или нет. До сих пор микология как общеобразовательный предмет остается трудной для восприятия, хотя грибы устроены гораздо проще, чем растения и животные. И это следует отнести за счет отсутствия доступных учебников по морфологии грибов. С морфологией грибов тесно связана другая микологическая дисциплина – систематика грибов. При выделении систематических групп учитывается комплекс признаков, разграничивающих эти группы. Материал изложен не в традиционной для подобных учебников форме, и это позволило автору дать сложившуюся к настоящему времени общую и частную методики изучения характерных морфологических структур талломов и плодовых тел грибов различных систематических групп. Внимание постоянно акцентируется на эволюционных линиях развития морфологических структур и конвергентном сходстве многих из них у филогенетически далеких групп. Данную особенность обуславливает характерное для грибов гифальное строение таллома и отсутствие поэтому настоящих тканей.

Работа выполнена на кафедре экологии Красноярского государственного университета при финансовой поддержке Красноярского государственного экологического фонда и Красноярского краевого фонда науки.

Выражаю мою искреннюю благодарность коллегам по профессии и работе В.В.Астапенко Н.В.Степанову и Т.Н.Тупицкиной, взявшим труд прочитать рукопись сотрудникам кафедры экологии КГУ Ю.С.Григорьеву Т.С.Кузнецовой М.В.Солнышкиной, О.В.Тарасовой, Е.В.Селениной Н.В.Пахарьковой А.А.Андрееву, Е.М.Кирилловой, а также сотрудникам лаборатории биогеоценологии ИЛД СО РАН Ю.С.Чередынковой, И.Ф.Новосельцевой Т.Н.Отноковой, В.Д.Перевозниковой Н.В.Евсеевой И.А.Короткову, преподавателю КГПУ М.И.Бегляновой, которой автор бесконечно признателен за уроки микологии на протяжении 30 лет дружбы и взаимопомощи.

Автор благодарен Л. М. Кулаковской за посильную денежную помощь при подготовке рукописи к изданию

Глава 1 ТРЕТЬЕ ЦАРСТВО ПРИРОДЫ

К третьему царству живой природы относятся грибы – *Fungi* или *Mycota*. Их роль многомерна, и нет им на Земле альтернативной замены. Во-первых, они великие мусорщики-утилизаторы мертвого органического вещества. Не было бы этих удивительных организмов, не состоялся бы в том виде, как он сложился к настоящему времени, круговорот вещества и энергии в природе. Не сформировались бы устойчивые растительные сообщества на Земле, бесперебойно поставляющие животному миру, включая человека, местообитание и пищу, а человеку – еще много других польза от общения с природой. Благодаря непрерывному взаимодействию растительности и грибов поддерживается в равновесии химический состав атмосферы, пригодной для жизни.

Во-вторых с грибами связано явление микосимбиотрофии. Это образование микориз – контактных зон на активных частях корней древесных растений, приведших к трофической зависимости микоризного гриба и высшего растения. Низшие растения (водоросли) цианобактерии и грибы образовали другой тип симбиотрофического организма, широко распространенного в природе, – лишайники или лишайниковые грибы. Взаимоотношения микобионта (грибного компонента) и фотобионта (водоросли и цианобактерии) в этих организмах более укладываются в схему контролируемый паразитизм, где гриб всегда довлеет над фотобионтом.

В-третьих, грибы паразитируют, обитая на живых тканях растений и животных, обрекая их зачастую на преждевременную гибель. Борьба с паразитными грибами сложна, требует многих затрат и не всегда приносит успех.

Это перечисление ‘положительной и отрицательной роли грибов в природе и в жизни человека можно было бы продолжить по многим и многим пунктам. Грибы – неотъемлемое звено природы. По внешнему виду они не похожи ни на растения, ни на животных, однако некоторые характеристики объединяют их с животным и с растительным миром. Зачастую грибы называют космическими пришельцами – настолько своеобразна эта группа живых организмов. По характеру источника жизненно необходимой энергии грибы относятся к гетеротрофам, ибо они получают эту энергию (и живут) за счет разложения органического вещества растительного или животного происхождения.

Грибы – древнейшая группа организмов на земле, существовавшая еще до расхождения в эволюционном плане животных и растений. Они имеют полифилетическое (разноисточниковое) происхождение – разные группы грибов произошли от разных предков. Считается, что предками грибов могли быть некоторые группы амёбоидных флагеллат и водорослей. Основанием для этого служит некоторое сходство в строении жгутиковых стадий, полового процесса и образования спор, химизма клеточной оболочки и характер путей обмена некоторых веществ. На протяжении многих миллионов лет своей эволюции грибы стали обладателями богатейшего ферментного аппарата, помогающего им утилизировать все разнообразие органических веществ во всех сферах Земли – воде, воздухе и почве. Они всеядны.

Их можно было бы отнести к животному миру. В хорошо выраженных стенках клеток грибов присутствует хитин. Это соединение из группы полисахаридов является основным компонентом наружного скелета (кутикулы) членистоногих и беспозвоночных животных. Хитин несет функциональную нагрузку, подобно целлюлозе растений.

При изучении обменных процессов жизнедеятельности грибов была найдена мочевина – характерный конечный продукт белкового обмена большинства позвоночных и человека. Кроме того, в клетках грибов обнаружен гликоген или животный крахмал – основной запасной углевод, присущий животным и человеку.

С миром растений грибы объединяет схожая организация способа питания – путем всасывания или абсорбции, различных питательных веществ всей поверхностью вегетативного тела гриба. Как и растения, вегетативное тело гриба (таллом гриба, мицелий) характеризуется неограниченным ростом апикальных (верхушечных) тиф (клеток гриба) и боковым ветвлением. Мицелий обволакивает и внедряется в питающий гриб субстрат и живет на одном месте, пока не израсходует субстрат и не отомрет. Растение также заканчивает свой жизненный цикл на одном месте. Кроме того, для нормального прохождения жизненного цикла грибом необходим солнечный свет, хотя и не в таком количестве, как растениям и животным.

1.1 Место грибов в органическом мире

Из многочисленных теорий происхождения органического мира наиболее привлекательна теория симбиогенетического происхождения эукариотной клетки путем постепенного симбиоза микробных ассоциаций [29]. Однажды одна из предковых клеток оргanelл оказавшись захваченной в качестве пищи

другой клеткой сумела внедриться в нее и не потеряв возможности параллельного независимого воспроизводства сохранилась в последующих поколениях став функционально необходимым компонентом теперь уже нового, более сложно устроенного одноклеточного организма. Считается, что в создании внутриклеточных ассоциаций участвовало три класса органелл: митохондрии, реснички (жгутики ундулиподии) и фотосинтезирующие пластиды. Явление симбиоза есть частный случай общего феномена эволюции микробных ассоциаций, которая привела к тому, что различие между клетками эукариот (протоктисты, грибов, растений и животных) и лишенных настоящего ядра клеток прокариот (глибы, чем между животными, растительными и грибовыми клетками). В отличие от прокариот все эукариотные клетки полигеномны, они содержат разного рода органеллы, обладающие особыми генетическими системами. Точно так же как явление репродукции (восстановление, воспроизводство себе подобных) обеспечивает сохранение вида, симбиоз приводит к возникновению новых видов. Самое фундаментальное разграничение в живой природе – это разграничение между прокариотами и эукариотами. Прокариоты – организмы, не обладающие четко оформленным ядром. Для них характерна передача наследственного материала путем деления без ясно выраженного полового процесса. Эукариоты – организмы, четко оформленное ядро которых обладает оболочкой (кариомембраной), отделяющей его от цитоплазмы. Ядерная ДНК у эукариот заключена в хромосомах. В размножении эукариот задействован механизм полового процесса.

Итогом осмысления роли симбиогенеза в эволюции клетки, а затем простых и сложных многоклеточных организмов стало представление о новой структуре органического мира (рис. 1, табл. 1).

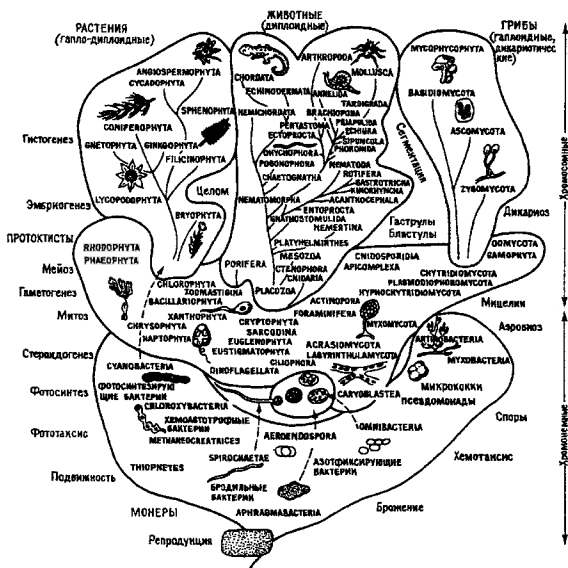


Рис. 1. Схема строения Органического Мира [29]

Таблица 1

Система царств органического мира [29]

- I Надцарство Доядерные организмы или Прокариоты
 1. Царство *Monera* (Монеры)
- II Надцарство Ядерные организмы или Евкариоты
 - 2 Царство *Protocista* (Протокисты)
 - 3 Царство *Fungi* (Грибы)
 4. Царство *Animalia* (Животные)
 5. Царство *Plantae* (Растения)

В пятицарственной системе Л Маргелис приводит деление живых организмов на доядерные (Монеры), или хромономные и ядерные, или хромосомные. Последние представлены четырьмя царствами. Причем организмы, находящиеся на высших ступенях эволюции (растения, животные грибы), помимо способа питания (автотрофный, гетеротрофный) характеризуются способом развития. Животные – диплоидные, растения гапло-диплоидные. Разные группы грибов

характеризуются несколькими способами развития – гаплоидно-дикариотическим гапло-диплоидным диплоидным. Размножение спорами [33]. Самыми примитивными организмами в системе царств приведенных Л.Маргелис, являются Монеры

Промежуточным звеном этой системы органического мира оказалась группа организмов в цикле развития которых за небольшим исключением присутствует жгутиковая стадия. Это царство Протокистов, которое можно представить как "котел эволюции", в котором завершился или завершается процесс симбиогенеза клетки. В этом котле находятся возможные предковые группы настоящих грибов. Все гетеротрофные жгутиковые организмы сосредоточены в правой половине растающего по горизонтали условного океана Протокистов. Здесь находятся группы организмов, относимых к грибным за сходство мицелиальных талломов и некоторых морфологических структур с настоящими грибами. Чаще всего к ним относят *Muchomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Oomycota*, *Chytridiomycota* (табл. 2). Три последние группы, многие виды которых обитают исключительно в водной среде называют, вернее объединяют, в условную группу – "водные плесени". Часть из этих видов приспособилась к наземному обитанию одновременно с высшими растениями водорослями, животными и настоящими грибами в качестве паразитов и гетеротрофов. Экологическая и трофическая эволюция в однопитных условиях среды обитания привела к тому, что талломы многих и столь разных групп грибных организмов, развиваясь параллельно и независимо друг от друга, выработали конвергентные (сходные) линии развития морфологических структур. Частично с этим явлением будем знакомиться далее, изучая морфологические структуры настоящих грибов

С позиций симбиогенеза по-другому видятся факты и гипотезы о воздествии грибов на историческую судьбу высших растений [27, 43]. Так, древний симбиогенез грибов и водорослей явился важнейшей предпосылкой для возникновения сосудистых растений и сыграл решающую роль в освоении ими суши

Возможно, что микобионт повлиял на оформление структурного облика первых сосудистых растений. На таксономическую и экологическую дифференциацию растений оказали воздействие представители важнейших трофических групп грибов сапротрофы, симбиотрофы паразиты. Палеоботанические данные указывают на активную деятельность грибов в экосистемах прошлого, в частности, в качестве деструкторов растительного материала, а также стабилизаторов растительных сообществ

Две линии происхождения грибов. Имеющиеся в настоящее время материалы по биохимии и физиологии грибов, по ультраструктуре их клетки позволяют с большой степенью вероятности считать, что по своему строению, характеру обмена и способу питания грибы занимают промежуточное положение между животным и растительным царствами

Предполагают, что грибы выделились в самостоятельный ствол древа живого мира еще до разделения живых организмов на царство животных и растений и представляют собой несколько самостоятельных филогенетических линий.

Красная тиния происхождения безжгутиковых, или настоящих грибов – аскомицетов и базидиомицетов предполагает их первоначальную безжгутиковость. Они близки по ряду признаков к паразитическим красным водорослям или багрянкам (*Rhodophyta*). Красные водоросли и настоящие грибы образуют сходные соединения, такие, как холинсульфат, некоторые бромфенолы, циклические серные соединения. У ряда водорослей обнаружен в стенках клеток хитин, амилазоподобные вещества. Выявлено сходство в строении пор септ (перегородок между клетками), поведении при делении ядер. Они, как и настоящие грибы, сохраняют ядерную оболочку во время митоза. С другой стороны, красные водоросли по ряду признаков, например, продуктов биосинтеза имеют сходство с прокариотными "синие

зелеными водорослями цианобактериями. Все это дает основание рассматривать безжгутиковые красные водоросли как одну из наиболее примитивных групп эвкариотных организмов, которая сохранила сходство как с цианобактериями так и с группой примитивных эвкариот – настоящими грибами. По одной из многочисленных версий, возможно, обе эти примитивные группы организмов красные водоросли и настоящие грибы имели общие анцестральные (предковые) формы но в дальнейшем развивались независимо друг от друга и претерпели длительную параллельную эволюцию. В целом настоящие грибы обладают наибольшей комбинацией примитивных черт в отношении структуры клетки по сравнению с другими ныне живущими эвкариотами [27]

Таблица 2

Таксоны высшего ранга (отделы, подотделы и классы) грибоподобных протистов и грибов [36]. У монотипных отделов (только с одним классом) названия классов опущены. Числа указывают приблизительное количество описанных видов. “Слизевики” соответствуют классам 1-3 (4), “низшие грибы” – ранее 5-8 сейчас 4-7 “высшие грибы” – *Fungi* (“истинные грибы” – “настоящие грибы”)

Признаки		Грибоподобные протисты							Fungi (грибы)								
Жгутиковые споры	Известны	Отсутствуют		Мухомы- cota		Plasmodiophoromycota	Labyrinthulomycota	Oomycota	Hyphochytriomycota	Chytridiomycota	Ascomycota			Basidiomycota			
		Мухомыцetes	Acrasiomycetes	Endomycetes	Ascomycetes (включая лишайниковые)						Fungi imperfecti	Ustilomycetes	Basidiomycetes				
600	10	60	40	800	20	800	650	1000	45000	30000	500	30000					
Хитин в клеточной стенке	-	-	-	-	- (+)	+	+	+									
Целлюлоза в клеточной стенке	+	-	-	-	+	+	-	- (редко +)									
Столбец	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13				

Белая линия Из альтернативных точек зрения наиболее распространена и обоснована та, согласно которой настоящие грибы с возможными предковыми для них хитридиевыми грибами происходят от каких-то жгутиконосных эвкариот, потерявших жгутики в ходе приспособления к наземному образу жизни. Это же позднее происходило и с высшими растениями. Возможный путь развития предковых хитридиевых связан с переходом к нитчатой структуре слоевища и потерей способности к образованию жгутиковых форм. Данное событие произошло ранее того, когда зооспоровые клетки имели значительно более простую по сравнению с современными хитридиевыми грибами ультраструктуру клетки. Эволюция хитридиевых пошла по усовершенствованию структуры клетки, а настоящих грибов – по усовершенствованию морфологической структуры таллома. Хитридиевые и настоящие грибы связывает, например, иной по сравнению с прокариотами, зелеными растениями, хромобионтными водорослями и связанными с ними оомицетами и гифохитридиевыми

грибами синтез лизина. Лизин – одна из незаменимых аминокислот, используется грибами для синтеза белков цитоплазмы [2]. Последняя характеристика объединяет эвгленовых, хитридиевых, грибов и животных в одну группу имеющих предположительно общего предка который был не автотрофом а скорее всего гетеротрофом [27]

Таким образом, место грибов в органическом мире до сих пор гипотетично хотя, несомненно они представляют собой один из стволов древа жизни на Земле. Лучше определились основные линии эволюции различных групп грибов. Первая – это переход к наземному образу жизни и изменение в связи с этим морфологической структуры таллома грибов. Вторая линия связана с трофностью грибов, развитием и совершенствованием трех типов питания сапротрофного паразитного и симбиотрофного, третья линия – с распространением грибов их репродукцией. Это направление сопровождалось появлением огромного разнообразия видов и морфологических структур обеспечивающих половое и бесполое размножение грибов

1.2 Систематика и классификация грибов и грибоподобных протоктистов

Главным диагностическим признаком в классификации грибов служит строение репродуктивного органа спорогенных клеток продуцирующих споры полового происхождения: для зигомикетов – зигота для сумчатых – сумка, для базидиальных базидия. Это нашло отражение в названии классов грибов *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*. Позднее для грибов было разработано несколько систем классификаций, основанных на уровне организации клетки, вегетативного тела – таллома, а также типа полового процесса проходящего между специализированными клетками – гаметами гаметангиями и соматическими гифами мицелия

Все эти классификации дополняют друг друга. Как и для всей живой природы для грибов принята иерархическая система таксонов – основной исходной единицей которой является вид (табл. 3)

Таблица 3

Пример полного научного названия гриба опёнка настоящего и положение его в системе грибов [30]

Иерархическая система (от общего к частному) главных рангов таксонов			
Латинское название таксона	Русский перевод	Окончание номенклатурного термина в системе грибов	В приложение к конкретному виду
<i>Regnum</i>	Царство	<i>Fungi</i>	<i>Fungi</i>
<i>Subregnum</i>	Подцарство	-	
<i>Divisio</i>	Отдел	<i>mycota</i>	<i>Basidiomycota</i>
<i>Subdivisio</i>	Подотдел	<i>mycotina</i>	
<i>Classis</i>	Класс	<i>mycetes</i>	<i>Basidiomycetes</i>
<i>Subclassis</i>	Подкласс	<i>mycetidae</i>	<i>Holobasidiomycetidae</i>
<i>Ordo</i>	Порядок	<i>ales</i>	<i>Agaricales</i>
<i>Subordo</i>	Подпорядок	<i>-inales</i>	
<i>Familia</i>	Семейство	<i>aceae</i>	<i>Tricholomataceae</i>
<i>Subfamilia</i>	Подсемейство	<i>oideae</i>	
<i>Genus</i>	Род		<i>Armillariella</i>
<i>Subgenus</i>	Подрод	-	-
<i>Sectio</i>	Секция		
<i>Subsectio</i>	Подсекция		
<i>Series</i>	Ряд		
<i>Subseries</i>	Подряд	-	
<i>Species</i>	Вид		<i>A mellea</i> Karst
<i>Subspecies</i>	Подвид	-	
<i>Varietas</i>	Разновидность	-	
<i>Subvarietas</i>	Подразновидность	-	
<i>Forma</i>	Форма		
<i>Subforma</i>	Подформа		

При этом соблюдается ряд правил, которые специально оговариваются Международным кодексом ботанической номенклатуры" [30]. Каждый отдельный вид грибного или грибоподобного организма отнесен в этой системе к ряду таксонов, последовательно соподчиненных рангов. Основным среди них является ранг вида (*species*). Название вида – это бинарная комбинация состоящая из названия рода сопровождаемая одним видовым эпитетом например *Armillariella* (род) *mellea* (вид) – опенок настоящий. Название отдела дается по основному отличительному признаку такому, как мейоспорангий (орган, в котором происходит или завершается половой процесс) Мейоспорангий опенка – *basidia* (базидия). К этому понятию прибавляется окончание – *mycota*. Отдел – *Basidiomycota*. Аналогично составляется из основного понятия и окончание названия класса – *Basidiomycetes*. В названии подкласса отражен еще один признак строения базидии – ее одноклеточность (*Holo-*) *Holobasidiomycetidae*. Порядок *Agaricales* включает ряд семейств в том числе семейство рядовковых грибов *Tricholomataceae*, объединяющее ряд родов, включая *Armillariella*

Общепринято в систему грибных организмов включать две группы организмов Это грибоподобные протоктисты в цикле развития которых присутствуют зооспоры. Местонахождение этих организмов – царство Протоктистов. Собственно царство настоящих грибов представлено четырьмя отделами: *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Mycophycophyta* (табл. 4).

В ней использованы и объединены построения разных авторов, в том числе: царства – по Маргелис [29] отделы, классы, подклассы по Мюллер, Лёффлер [33], содержание таксонов в ранге подклассов, групп, порядков, в основном – по "Мир растений" [34]. Одновременно приведены объемы некоторых таксонов в понимании других авторов. На взгляд автора пособия такая компилятивная система грибных и грибоподобных протоктистов может помочь студенту ориентироваться во множестве разрозненной в таксономическом плане микологической литературе

Таблица 4

Основные систематические группы грибоподобных протоктистов и грибов

Царство Протоктисты – *PROTOCTISTA PROTISTA*

Отдел Слизевики – *Mycetozoa*

Класс Протостелиомицеты *Protosteliomycetes*

Класс Диктостелиомицеты – *Dictosteliomycetes*

Класс Плазмодиофоромицеты – *Plasmodiophoromycetes*

Класс Микогастеромицеты – *Myxogasteromycetes*

Порядок Лишайные – *Liciales*

Порядок Трихиевые *Trichiales*

Порядок Физаровые – *Physarales*

Порядок Стемонитовые *Stemonitales*

Отдел Оомикота – *Oomycota*

Класс Оомицеты – *Oomycetes*

Порядок Сапролегниевые *Saprolegniales*

Порядок Лептомитовые – *Leptomitales*

Порядок Лагенидиевые – *Lagenidiales*

Порядок Пероноспорные – *Peronosporales*

Отдел Гифохитриомикота – *Hyphochytriomycota*

Класс Гифохитриомицеты – *Hyphochytriomycetes*

Порядок Гифохитриевые *Hyphochytriales*

Отдел Хитридиомикота – *Chytridiomycota*

Класс Хитридиомицеты – *Chytridiomycetes*

Порядок Хитридиевые – *Chytridiales*

Порядок Бластокладиевые *Blastocladales*

Порядок Моноблефаридовые – *Monoblepharidales*

Царство Настоящие грибы – *FUNGI MYCOTA*

Отдел Зигомикота – *Zygomycota* [33]

Класс Зигомицеты – *Zygomycetes* [34]

Порядок Мукоровые – *Mucorales*

Порядок Эндогоновые *Endogonales*

Порядок Энтотофоровые – *Entomophorales*

Порядок Зоопоговые – *Zoopagales*

- Класс Трихомицеты – *Trichomycetes* [33]
 Порядок Амебидиевые – *Amoebidiales*
 Порядок Эккриновые – *Eccrinales*
 Отдел Аскомикота – *Ascomycota* [33]
 Класс Эндомицеты – *Endomycetes* [33]
 Порядок Эндомицетовые – *Endomycetales*
 Порядок Протомицетовые – *Protomycetales*
 Класс Аскомицеты – *Ascomycetes* [33]
 Подкласс Тафриномицетиды – *Taphrinomycetidae* [33]
 Порядок Тафриновые – *Taphrinales* [33,34]
 Подкласс Лабульбениомицетиды – *Laboulbeniomycetidae* [33]
 Порядок Лабульбенисовые – *Labulbeniales* [33]
 Порядок Спатулоспоровые – *Spathulosporales* [34]
 Подкласс Аскомицетиды – *Ascomycetidae* [33] (*Euascomycetidae* [34])
 Группа порядков Плектомицеты [34]
 Порядок Аскосферовые – *Ascosphaerales*
 Порядок Онигеновые – *Onygenales*
 Порядок Эуроциевые – *Eurotiales*
 Порядок Элафомицетовые – *Elaphomycetales*
 Порядок Микроасковые – *Mycroascales*
 Группа порядков Пиреномицеты [34 10 48]

	<u>Мир растений [34]</u>	<u>Смицкая и др. [48]</u>	<u>Васильева [10]</u>
Порядок	Эризифовые, или	Коронофоровые	Коронофоровые
	Мучнисторосяные	– <i>Coronophorales</i>	<i>Coronophorales</i>
	– <i>Erysiphales</i>		
Порядок	Сордариевые – <i>Sordariales</i>	Сферейные – <i>Sphaeriales</i>	Сордариевые – <i>Sordariales</i>
Порядок	Ксилляриевые – <i>Xylariales</i>	Ксилляриевые – <i>Xylariales</i>	Ксилляриевые – <i>Xylariales</i>
Порядок	Филлахоровые		Цератостоматовые
	– <i>Phyllachorales</i>		<i>Ceratostomatales</i>
Порядок	Диатриповые – <i>Diatripales</i>		Диатриповые – <i>Diatripales</i>
Порядок	Диапоротовые	Диапоротовые	Диапоротовые
	– <i>Diaporthales</i>	– <i>Diaporthales</i>	<i>Diaporthales</i>
Порядок	Гипокреинные – <i>Hypocreales</i>	Гипокреинные – <i>Hypocreales</i>	Гипокреинные – <i>Hypocreales</i>
Порядок	Спорыньевые или	Спорыньевые, или	
	Клавицепсовые	Клавицепсовые	
	– <i>Clavicipitales</i>	– <i>Clavicipitales</i>	

- Группа порядков Дискомицеты [34]
 Порядок Гелоциевые – *Helotiales*
 Порядок Фацидиевые – *Phacidiales*
 Порядок Циттариевые – *Cyttariales*
 Порядок Пещицевые – *Pezizales*
 Порядок Трюфельевые – *Tuberiales*
 Подкласс Локулоаскомицетиды – *Loculoascomycetidae* [34]

	<u>Мир растений [34]</u>	<u>Васильева [10]</u>
Порядок	Мириангиальные – <i>Myriangiales</i>	Гемисферовые – <i>Hemisphaeriales</i>
Порядок	Астериальные – <i>Asteriales</i>	Псевдосфериальные – <i>Pseudosphaeriales</i>
Порядок	Капнодиальные – <i>Capnodiales</i>	Капнодиальные – <i>Capnodiales</i>
Порядок	Дотидеальные – <i>Dothideales</i>	Дотидеальные – <i>Dothideales</i>
Порядок	Хетотрихальные – <i>Chaetothyriales</i>	Димериальные – <i>Dimeriales</i>
Порядок	Плеоспоральные – <i>Pleosporales</i>	Плеоспоральные – <i>Pleosporales</i>
Порядок		Гистеральные – <i>Hysteriales</i>

Отдел *Basidiomycota* [33]Класс Базидиомицеты *Basidiomycetes* [33]Подкласс Холобазидиомицетиды *Holobasidiomycetidae* [34]Порядок Экзобазидиальные *Exobasidiales*

Группа порядков Гименомицеты

Порядок Афиллофоровые – *Aphyllophorales*Группа порядков *Agaricales* s.l.:Порядок Полипоровые – *Polyporales* [63]Порядок Болетовые – *Boletales* [63]Порядок Агариковые *Agaricales* [63]Порядок Сыроежковые – *Russulales* [63]Группа порядков Гастеромицеты [34]¹Шварцман, Филимонова [53]Класс Гастеромицеты – *Gasteromycetes*

Подкласс Экzogастеромицеты

Exogasteromycetidae

Порядок Гименогастровые

Hymenogastrales

Порядок Гастроспоровые

– *Gastrosporiales*

Порядок Подаксовые

– *Podoxales*Порядок Весельчатые – *Phallales*

Подкласс Эндогастеромицеты

– *Endogasteromycetidae*

Порядок Меланогастровые

Melanogastrales

Порядок Гнездовковые

– *Nidulariales*

Порядок Туластомовые

– *Tulostomatales*

Порядок Склеродерматомовые

Sclerodermatales

Порядок Дождевиковые

– *Lycoperdales*J lich [60]Класс Гастеромицеты *Gasteromycetes*

Эпигейные Гастеромицеты

Порядок Веселковые *Phallales*

Порядок Гнездовковые

Nidulariales

Порядок Дождевиковые

– *Lycoperdales*

Порядок Склеродерматомовые

Sclerodermatales

Порядок Туластомовые

– *Tulostomatales*

Порядок Глишродерматомовые

Glischrodermatales

Гипогейные Гастеромицеты

Порядок Гастроспоровые

– *Gastrosporiales*

Порядок Гаутиеровые

Gautieriales

Порядок Гименогастровые

Hymenogastrales

Порядок Гистерангиевые

Hysterangiales

Порядок Леукогастровые

– *Leucogastrales*

Порядок Меланогастровые

– *Melanogastrales*

Агарикоидные Гастеромицеты

Порядок Агариковые

*Agaricales*Порядок Болетовые *Boletales*

Порядок Сыроежковые

– *Russulales*¹ В последнем издании "Мира растений" [34] нет разделения Гастеромицетов на порядки, поэтому мы приводим удачное, на наш взгляд для своего времени деление Гастеромицетов Шварцман Филимоновой [53] и более позднее J lich [60]

Подкласс Гетеробазидиомицетиды – *Heterobasidiomycetidae* [41]

Порядок Аурикулярные *Auriculariales* [41]

Порядок Дрожалковые *Tremellales* [41]

Порядок Дакримисовые *Dacrymycetales* [41]

Порядок Тулласнелловые – *Tullasnellales* [41]

Подкласс Телиоспориомицетиды *Teliosporomycetidae* [34]

Порядок Ржавчинные *Uredinales* [33, 34]

Класс *Ustomycetes* [33]

Порядок Головневые – *Ustilaginales* [34]

Класс Дейтеромицеты или Несовершенные грибы – *Deuteromycetes Fungi imperfecti*

Горленко [34]	Саккардо, цит. по Литвинов [28]	Потебня, 1900, цит. по Литвинов [28]
Порядок Гифомицеты	Порядок Гифомицеты	Порядок Гифальные
– <i>Hyphomycetales</i>	<i>Hyphomycetales</i>	<i>Hyphales</i>
Порядок Блостомицеты	Порядок Меланкониевые	Порядок Коремиальные
<i>Blastomycetales</i>	– <i>Melanconiales</i>	<i>Coremales</i>
Порядок Меланкониевые	Порядок Псевдопикнидиальные	Порядок Спородохиальные
<i>Melanconiales</i>	– <i>Pseudopycnidiales</i>	– <i>Acervulales</i>
Порядок Сферопсидные	Порядок Сферопсидные	Порядок Пикнидиальные
<i>Sphaeropsidales</i>	– <i>Sphaeropsidales</i>	<i>Pycnidiales</i>
Порядок Агономицеты		
– <i>Agonomycetales</i>		

Группа Лишайниковые грибы [34]

Сумчатые лишайники *Ascolichenes*

Подкласс Пиренокарповые *Pyrenocarpeae*

Порядок Пиренокарповые – *Pyrenocarpales*

Подкласс Гимнокарповые – *Gymnocarpales*

Порядок Калициевые *Caliciales*

Порядок Артониевые – *Arthoniales*

Порядок Графидовые *Graphidales*

Порядок Круглоплодные – *Cyclocarpales*

Базидиальные лишайники – *Basidiolichenes*

Группа Лишайниковые грибы *Lichenes Mycophycophyta* [39]

Сумчатые лишайники – *Ascolichenes*

Подкласс Аскогимениальные – *Ascohymenomycetidae*

Порядки: *Sphaeriales*, *Graphidales*, *Arthoniales*, *Caliciales*, *Leconactidales*, *Philocarpales*

Thelotremales, *Gyalectales*, *Pezizales*, *Coenogoniales*, *Collemales*, *Lichenales*

Stictales, *Lecideales*, *Physciales*, *Teloschistales*, *Myriangiales*, *Dothideales*

Базидиальные лишайники – *Basidiolichenes*

Порядки: *Aphylophorales*, *Agaricales*

2.1. Строение таллома

Вегетативное ассимилирующее тело грибов – таллом (*talloma*), – грибница, или мицелий (*mycelium*) сложено чаще всего продолговатыми клетками гифами. Обычно под мицелием понимают часть таллома находящуюся непосредственно в контакте с субстратом – почвой, древесиной или другими органическими субстанциями, не исключая и живые организмы растительного и животного происхождения. В отличие от него грибной организм образует еще и структуры на внешней стороне субстрата в зоне контакта с воздушной средой. Эти структуры обеспечивают репродукцию спор бесполого или полового происхождения. Как пример таковой организации таллома плодовые тела шляпочных грибов или различные типы спороношений паразитных грибов на поверхности листовых пластинок растения-хозяина.

Наиболее просто устроены талломы одноклеточных грибов. Одна клетка – отдельный организм. Обычно такие клетки, или гифы содержат много ядер и образуют ценоцитный или многоядерный мицелий.

Простой либо разветвленный, многоядерный, неклеточный мицелий на всех стадиях развития имеют грибы класса *Zygomycetes*. Перегородки в мицелии появляются только в период спороношения при образовании спорангиев со спорангиоспорами или после полового процесса при образовании зиготы. Образование перегородок идет за счет впячивания стенок гиф внутрь. Иногда этот процесс останавливается, и перегородки имеют незавершенный вид (аналогично спицам колеса). В эволюции таллозов зигомикетов прослеживается линия дифференциации мицелия. Определенные части гигантской клетки – “монстра” выполняют различную функциональную роль в цикле развития (рис. 2).

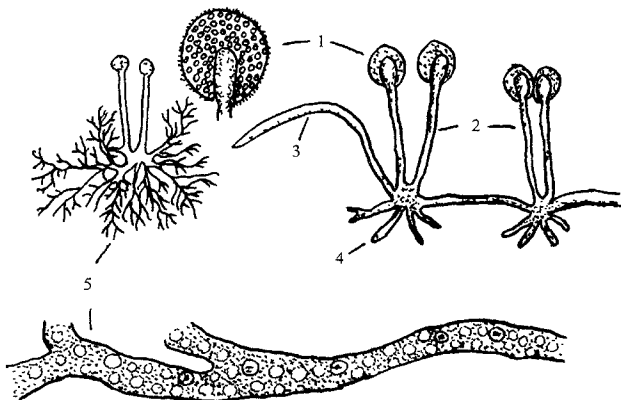


Рис. 2 Строение таллома мукоровых грибов (*Mucorales*) класса *Zygomycetes*: 1 – спорангий со спорангиоспорами 2 – спорангиеносцы 3 – столоны 4 – ризоиды 5 – многоядерный неклеточный мицелий

В частности органами бесполого размножения зигомикетов служат спорангии со спорангиоспорами. Опорную функцию для спорангиеносцев выполняют корневидно разветвленные ризоиды. Кроме того, они осуществляют контакт таллома с питающим субстратом, увеличивая за счет множественного выпячивания стенок гиф и ветвления этих выпячиваний площадь питания. Известно, что питание грибов и обмен веществ с внешней средой и питающим грибы субстратом осуществляется всей

поверхностью гифы Ризомицелий существенно увеличивает контактную поверхность ценоцитарного мицелия зигомицетов

Просто устроен таллом дрожжевых грибов в цикле развития которых обязательна стадия бесполого размножения В этот период образуется *почкующийся мицелий* У некоторых видов при определенных условиях среды вновь образовавшиеся клетки сразу не отделяются от материнской, а оставаясь прикрепленной к ней, в свою очередь делятся образуя цепочку клеток, веточки и т.д (рис. 3). Это *псевдомицелий* сахаромицетов дрожжевых грибов (порядок *Endomycetales*, табл 4).

Настоящие грибы отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota* имеют хорошо выраженный септированный мицелий (рис. 4). *Септа*, или перегородка, важная морфологическая структура в гифальной системе высших грибов. Перегородка формируется, как и у зигомицетов, путем впячивания стенок гифы внутрь при этом центральная часть перегородки остается свободной Это отверстие называется *порой*. Поровые устройства ответственны за обмен между клетками питательным материалом вплоть до обмена ядерным содержимым. У грибов других средств связи между клетками не существует, только поры септ. Строение порового аппарата важнейший диагностический признак при определении классовой принадлежности грибов по мицелию однако трудности специальных методов исследования не позволяют использовать его в широкой практике

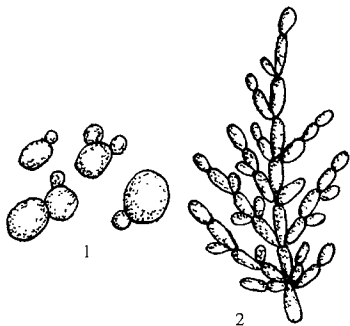


Рис. 3. Почкующийся мицелий (1) и псевдомицелий (2) дрожжевых грибов [34]

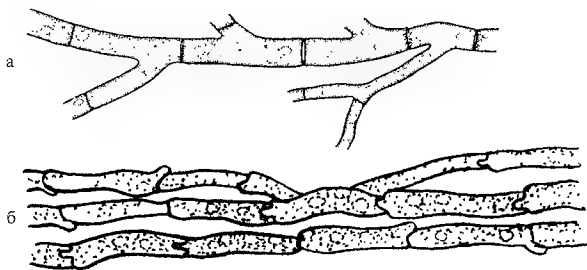


Рис 4 Септированный мицелий а без пряжек б с пряжками [55]

Относительно просто устроен поровый аппарат сумчатых грибов, причем близкие к дрожжам группы грибов класса *Голосумчатых* (*Endomycetes*) и дрожжеподобные *головневые* грибы (*Ustomycetes*) относимые к отделу базидиальных грибов, имеют септовые поры иного строения, чем сумчатые и базидиальные грибы. На рис 5 хорошо видна тонкая пора сумчатых грибов и заметно начало утолщения края поры у *голосумчатых* грибов (Класс *Endomycetes*). Пора приобретает вид коротенькой трубочки, вход и выход из которой открыт, как и у сумчатых грибов. У базидиальных грибов стенки поры септ еще более утолщены Пора принимает вид толстостенной трубочки называемой *дотипорой* Главное отличие

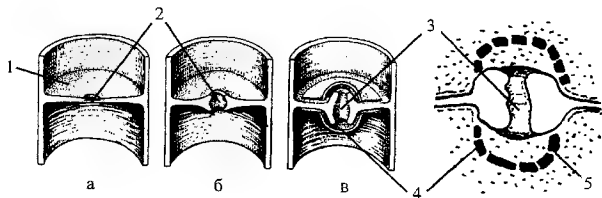


Рис. 5. Строение перегородок (септ) гиф высших грибов а – *Ascomycetes*, б – *Endomycetes* в *Basidiomycetes*; 1 – септа; 2 – пора в септе сумчатых и эндомицетных грибов 3 – долипора в септе базидиальных грибов; 4 – парентосома (поровый колпачок) [61]

в строении порового аппарата базидиальных грибов – наличие *парентосомы* или порового колпачка с отверстиями либо без них над выходными отверстиями долипоры.

Однако генеративные гифы базидиомицетов зачастую имеют отличительный признак. Это наличие *пряжек*, когда в дополнение к септовому аппарату и в обход септ формируются дополнительные каналы для передачи цитоплазматического материала при делении клеток. Существует несколько типов пряжек: одиночные, парные мутовчатые. По форме они могут быть дугообразные, медальонообразные, вздутые. Форма последних трех типов характерна для гетеробазидиальных грибов *Heterobasidiomycetidae* (рис 6). Пряжки – признак доступный для изучения в световом микроскопе и широко используемый в диагностике грибов.

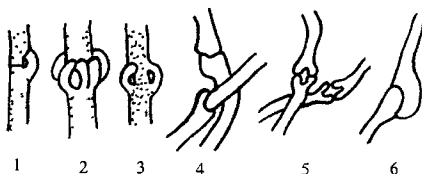


Рис 6. Типы пряжек: 1 – одиночные; 2 – мутовчатые 3 – парные 4 – дугообразные; 5 – медальонообразные 6 – вздутые (4, 5, 6 – [41])

главным образом путем апикального роста и деления концевой гифы. Генеративные гифы, кроме того, увеличиваются и за счет растяжения, удлинения гифы до какого-то определенного предела. И в тех и в других гифах происходит старение, т.е. изменение цитоплазматического содержимого в сторону обеднения. Весь этот биологический материал активно используется грибом организмом на построение структур обеспечивающих его репродукцию. Таким образом происходит постепенный автолиз генеративных гиф и потеря содержимого клеток вегетативного мицелия, поэтому ножки съедобных грибов имеют часто жесткую мякоть, малоприспособленную для употребления. За счет таких внутренних ресурсов плодовые тела базидиальных грибов даже в сорванном состоянии продолжают какое-то время свое развитие. У них разрывается общее и частное покрывала, выпрямляется шляпка, открываются пластинки, происходит увеличение диаметра шляпки и удлинение ножки. В старых клетках наблюдаются сильная вакуолизация и грануляция цитоплазмы, что хорошо заметно при изучении этих клеток в световом микроскопе.

По своему назначению в талломе грибов гифы подразделяются на две основные группы. К первой группе относятся генеративные гифы, назначение которых – формирование спорогенных органов и в дальнейшем спор. Вторая группа – так называемые *вегетативные гифы*, характеризуется значительным разнообразием в зависимости от роли, которую они выполняют в талломе. Из них в основном сложены ткани грибов (рис. 7). Рост вегетативного мицелия идет за счет бокового ветвления и

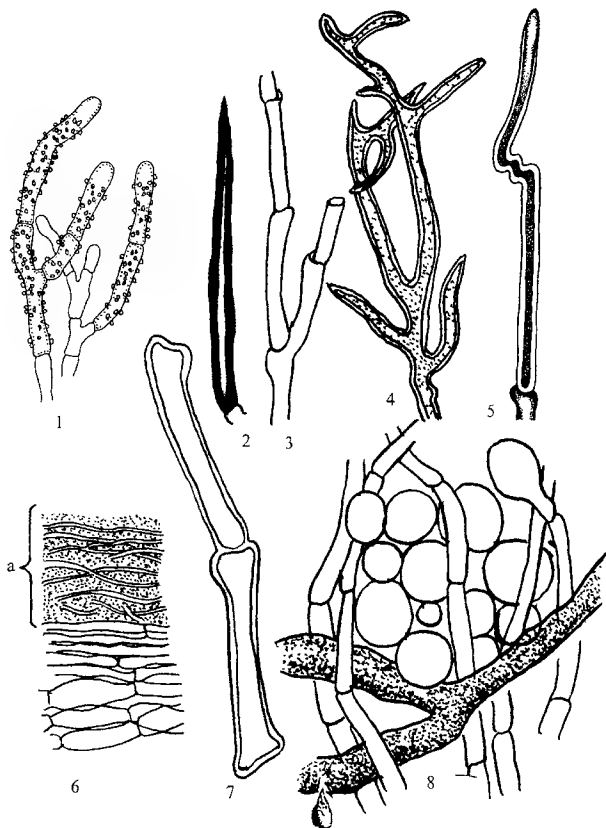


Рис. 7. Типы гиф: 1 – инкрустированные; 2 – щетинковидные; 3 – генеративные, 4 – связывающие; 5 – скелетные; 6 – желатинозные гифы поверхности шляпки (а), 7 – сосудовидные; 8 – млечные гифы в мякоти плодовых тел сыроежковых грибов (1 [6]; 3, 4, 5 [58], 6 [63])

2.2 Ткани грибов

Ги́фа – в переводе с греческого означает ткань, паутина. Последнее название подчеркивает главную особенность таллома грибов – отсутствие дифференциации на ткани известные у растений. Однако первичная дифференциация таллома у грибов на ткани имеется, и происходит это за счет создания псевдотканей. Ткани высших растений возникают при делении клеток во всех направлениях – клетка делится сначала в поперечном, а затем в продольном направлении. У грибов гифы мицелия делятся, как правило, с образованием только поперечных перегородок. Поэтому грибная ткань непрочная, рыхлая, но именно из нее сложены плодовые тела, стромы и склероции, т.е. те макроскопические образования, с которыми мы постоянно встречаемся в природе. Если рассмотреть анатомическое строение разных частей плодовых тел грибов, то можно увидеть различное расположение гиф, отличающихся по типу строения оболочки и по расположению гиф относительно друг друга. Всем этим определяется тип ткани. Общее название грибной ткани – *плектенхима* (*plectnls* – сплетенный, свитый). Различают несколько типов тканей (рис. 8). *Параплектенхима* (раг равный, одинаковый) представлена изодиаметрическими клетками одинакового диаметра и внешне очень напоминает паренхимную ткань растений. *Прозоплектенхима* (*pro* – в качестве по сравнению) представлена удлиненными клетками расположенными более рыхло, чем параплектенхима. Иногда покровные ткани плодовых тел сложены более или менее одинаковыми удлиненной формы клетками подобно изгороди. Такая ткань носит название *палисадной*. Названия вышеприведенных тканей даны по схожести с таковыми у растений. Некоторые типы собственных грибных тканей приведены на рис. 9, а также далее по тексту при описании морфологического строения тканей различных систематических групп грибов.

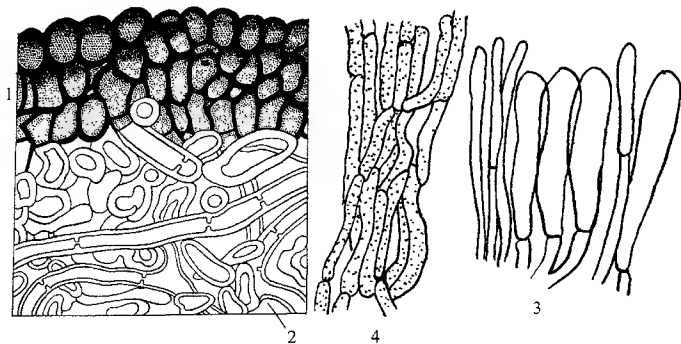


Рис. 8 Ложная ткань грибов – плектенхима: 1 – параплектенхима 2 – прозоплектенхима 3 – палисадная плектенхима 4 – шнуровая плектенхима (1 – [34] 2 – [63])

Каждый тип тканей выполняет в талломе свою функцию. С этой точки зрения различают покровные, механические ткани и проводящие гифы.

Покровная ткань выполняет функцию защиты и расположена на поверхности склероциев, иногда стром, а также на плодовых телах базидиальных и сумчатых грибов. Зачастую клетки этой ткани имеют утолщенные стенки. На их поверхности откладывается пигмент, который выполняет защитную роль, поглощая короткие лучи спектра. Механическая ткань сложена гифами с сильно утолщенными стенками. Такие гифы и такую ткань можно встретить в плодовых телах трутовых грибов (*Aphyllophorales*) имеющих пробково-деревянистую консистенцию.

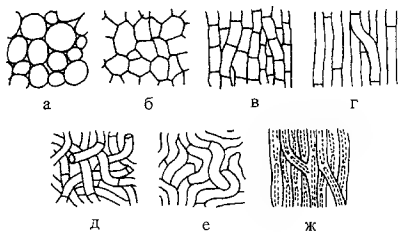


Рис. 9. Типы тканей эктоэксципула гелотиевых грибов [42] (класс *Ascomycetes* порядок *Helotiales*): а – ткань из шаровидных клеток (глобулярная текстура); б – ткань из многогранных клеток (ангулярная текстура); в – ткань из призматических клеток (призматическая текстура); г – ткань из переплетенных гиф (интрикатная текстура); д – ткань из склеенных переплетенных гиф (эпидермоидная текстура); е – ткань из параллельных гиф (норректная текстура); ж – ткань из параллельных гиф с очень толстыми стенками (облитная текстура)

Типичной проводящей ткани у грибов нет. Ее роль выполняют особые специализированные гифы, сосудодвижные, частично лишенные поперечных перегородок, от которых на внутренних стенках гиф остаются бугорки. Эти гифы пронизывают плодовые тела грибов в разных направлениях. Для продвижения органических веществ имеются гифы, отличающиеся густым окрашенным содержимым. Поперечные перегородки у таких гиф, как правило, отсутствуют (рис. 7).

Талломы грибов разных систематических групп имеют свои характерные особенности строения тканей, что и учитывается при определении грибов.

Глава 3 СПОРЫ

Спора – гаплоидный, реже дикариотический или диплоидный специальный орган грибов предназначенный для расселения и размножения

3.1. Строение спор

В строении спор, как и любой другой клетки выделяют две основные, сложно устроенные структуры – клеточную стенку или оболочку и цитоплазму. Назначение перов, наряду с защитной функцией, – осуществлять обменные процессы между внешней средой и внутренними структурами клетки, обеспечи вающими жизнеспособность споры. Это осуществляется с помощью порового аппарата оболочки. Она многослойна. В более упрощенном варианте ее слои объединяются в три хорошо различимые в проходящем свете обычного микроскопа. экзоспорий эписпорий эндоспорий (рис 10) Эти слои могут быть выражены или нет и оболочка споры может быть толстой либо тонкой иметь ростковую пору или нет. Через ростковую пору споры прорастает первичным или гаплоидным мицелием, одноядерным (тибо таких ядер может быть много). Для многих групп грибов строение оболочки спор носит ярко выраженные характерные черты особенно строение экзоспория. Зачастую он имеет скульптированное, или орнаменти рованное, строение в виде точек, бородавок, бороздок, ребер, сеточки и т.д. (рис. 11) В других случаях в строении спор встречаются каллус – на месте поры может быть заметна тонкостенная выпуклость, супраапикальный диск структурно выраженное образование во вмятине или депрессии; каллипнатные споры споры с частично свободным периспорием в виде вздутых мешков или юбочки

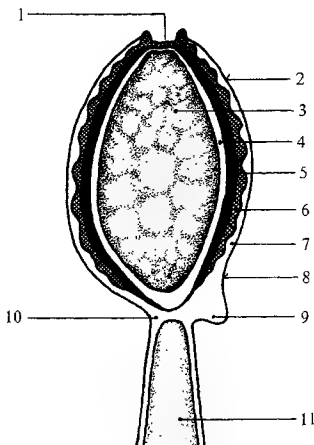


Рис. 10. Строение споры базидиального гриба *Psathyrella velutina* [59]. 1 – пора; 2 – экзоспорий 3 – цитоплазма; 4 – эндоспорий; 5 – эписпорий; 6 – экзоспорий; 7 – периспорий; 8 – вмятина, депрессия; 9 – апикулюс, 10 – рубец, рубчик (остается на споре после отделения ее от стеригмы), 11 – стеригма

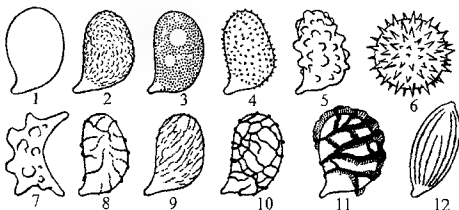


Рис. 11. Орнаментация экзоспория базидиоспор. 1 – гладкая 2 – морщинистая 3 – мелкоточечная 4 – тонкобородавчатая 5 – бородавчатая; 6 – шиповатая; 7 – бугорчатая; 8 – разбросанно пепчковоидно пунктирная; 9 – гребенчато-ребристая 10 – сетчато-ребристая, 11 – крылато сетчато-ребристая; 12 – продольно-ребристая

Иногда экзоспории содержит гликоген, который окрашивается препаратами йода в черные фиолетовый или голубой цвета. Такие споры называют амилоидными. Если стенки спор или других структурных элементов таллома грибов окрашиваются препаратами йода в желтовато-бурый или бурый цвет, то такие структуры, включая споры, называют псевдоамилоидными или дикстриноидными.

Вторая структурная часть споры – цитоплазма – включает в себя структуры энергообменного комплекса и структуры отвечающие за сохранение и передачу наследственного материала, главным хранителем которого является ядро.

Окраска спор или их цвет является одним из диагностических признаков, широко применяемых в систематике грибов. Бесцветные, прозрачные, стекловидные споры, а также неокрашенные гифы грибов принято называть гиалиновыми. Цвет спорового порошка обуславливается цветом спор. Светлоокрашенные споры при просмотре спорового материала в световой микроскоп могут выглядеть как гиалиновые, бесцветные.

В строении спор, независимо от систематической принадлежности много общих признаков, например, таких, как форма (рис. 12).

Известно, что грибы – группа организмов филогенетически разнородная, которая имела в далеком прошлом предков, не связанных между собой единством происхождения. Возможно, пути эволюции подобных групп проходили в сходных условиях, в результате этого могли сформироваться морфологические структуры, близкие по строению и функциям. По сравнению с другими организмами данный феномен наиболее ярко выражен в развитии грибных организмов и получил определение как конвергентные линии развития. Как и вся эволюция организмов на земле, усложнение грибов шло по пути от простого к сложному. В строении спор эта линия проявляется в возникновении септ или перегородок и образовании многоклеточных спор. Каждая частичка (пропагула) многоклеточной споры несет в себе гаплоидный набор хромосом и генетически однозначна, одноклеточной споры. При

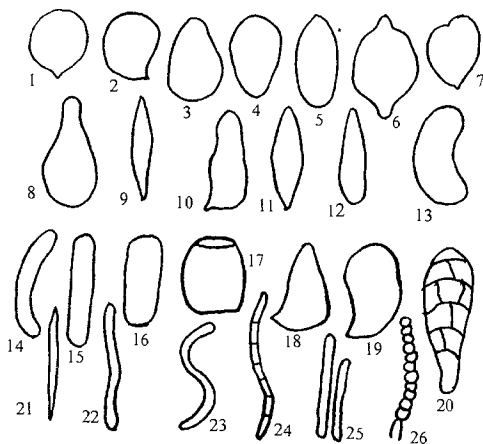


Рис. 12 Форма спор базидиомицетов (по [62]) 1 – шаровидная 2 – субшаровидная 3 – яйцевидная 4 – эллиптическая; 5 – обратно-яйцевидная; 6 – лимоновидная; 7 – сердцевидная; 8 – грушевидная; 9 – веретеновидная; 10 – субверетеновидная; 11 – эллипсоидно-веретеновидная; 12 – лодковидная; 13 – бобовидная; 14 – сосисковидная; 15 – колбасковидная; 16 – короткоцилиндрическая; 17 – широкоцилиндрическая, бочковидная; 18 – угловатая, треугольная; 19 – многоугольная; 20 – септированная, широкобулавовидная; 21 – хвоевидная; 22 – угревидная; 23 – сигмовидная, изогнутая; 24 – нитевидная, септированная; 25 – палочковидная; 26 – цепочковидная.

формировании многоклеточных структур споры происходят многократный митоз и образование клеточной оболочки вокруг гаплоидных ядер (рис. 13) Чем больше спор, тем большая вероятность выживания вида

По наличию и расположению перегородок все споры делятся на несколько типов амероспоры – одноклеточные споры; амероспоры аллантаидные – одноклеточные споры, изогнутые толстой колбаской, дидимоспоры – споры с одной центральной перегородкой дидимоспоры асимметричные – перегородка в таких спорах смещена к какому-либо концу и две части споры неравнозначны по величине и форме, фрагмоспоры имеют несколько поперечных перегородок; диктиоспоры, или муральные споры с множеством поперечных и продольных перегородок; сколекоспоры – удлиненные до нитевидных споры с поперечными перегородками

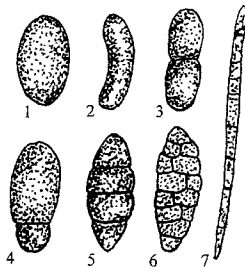


Рис. 13. Типы спор по признаку септированности [61]: 1 – амероспора; 2 – амероспора аллантаидная; 3 – дидимоспора. 4 – дидимоспора асимметричная 5 – фрагмоспора; 6 – диктио или мерангиоспора; 7 – сколекоспора

3.2. Спорогенез

Споры репродуктивные клетки несущие генетическую информацию вида самые консервативные морфологические структуры Поэтому в микологической практике строение спор широко используется при определении видовой принадлежности грибов. Задача весьма облегчается если известна еще одна характеристика генезис (происхождение) спор Особенностью развития грибных организмов является сложный цикл развития, сопровождающийся сменой ядерных фаз гаплоидный, дикариотический диплоидный Во всех этих фазах грибы способны образовывать репродуктивные структуры – споры. При этом споры, возникшие в результате полового процесса, являются первичными репродуктивными структурами или мейоспорами а спорогенные клетки, в которых происходит половой процесс называются мейоспорангиями.

Цикл развития таллома гриба, включающего последовательно гаплоидную дикариотическую и диплоидную фазы, которые завершаются мейозом, принято считать совершенным циклом (стадией) или телеморфой Телеморфа репродуктивный орган морфологически или кариологически специализированный для распространения мейоспор .” [44]

Наибольшее количество спор многократная их генерация происходит без прохождения полового процесса в гаплоидной стадии. Споры образуются без смены ядерных фаз, путем митотических делений ядер Такие споры носят название конидий или митоспор Первое название – конидии более распространенное

Состояние таллома, развитие которого начинается с прорастания конидий гаплоидным мицелием и заканчивается образованием конидиогенных органов и новой генерацией конидий, носит название анаморфы В этом случае конидиогенной клеткой, конидиогенным органом может быть любая гифа гаплоидного таллома, однако чаще ими становятся периферические, конечные гифы Следовательно, весь гаплоидный мицелий становится конидиогенным органом. Таким образом, “анаморфа – орган бесполого размножения ни морфологически, ни кариологически не соответствующий совершенной стадии” [44]

По отношению к спорам, возникшим в результате полового процесса, конидии – вторичные репродуктивные структуры В образовании последних участвуют все слои оболочки либо только внутренние, либо слои оболочки формируются вновь после дифференциации ядра конидий и цитоплазмы вокруг него Конидиоспороношение – вершина бесполого размножения грибов Встречается оно у всех групп настоящих грибов. У многих из них половое спороношение стало крайне редким явлением или утрачено совсем Цикл развития таких видов происходит исключительно в стадии анаморфы. Из-за трудности идентификации систематической принадлежности их объединили в особый класс, названный несовершенными грибами или дейтеромикетами - *Deuteromycetes* Позднее выявлено что большая часть из таких видов в состоянии телеморфы относится к сумчатым грибам

В цикле развития базидиомицетов дикариотическая фаза существования мицелия - преобладающая Однако анаморфа у базидиомицетов развивается как на первичном, так и на вторичном

мицелии [44] При этом на дикариотическом мицелии конидии могут восстанавливать гаплоидное состояние. Один или несколько дикарионов заходят в ампуловидное вздутие конидиеносца и приступают к синхронному делению. Дочерние ядра расходятся и располагаются в периферической зоне головки конидиеносца, после этого начинается одновременное образование шиловидных зубчиков, через которые ядра заходят в зачаток конидии. Одиоядерные конидии содержат ядра противоположных знаков спаривания. Иногда вместо конидий могут формироваться гаплоидные гифы, которые, в свою очередь распадаются на атроконидии. Конидиеспороношение выявлено при формировании плодовых тел многих систематических групп базидиомицетов. Таким образом, происходит дедикариотизация вторичного мицелия и базидиома, так же, как и аскома содержит два типа гиф – гаплоидный и дикариотический (последний преобладает). Кроме того, на дикариотическом мицелии базидиальных грибов (чаще на субстратном мицелии, реже на плодовых телах) образуются хламидоспоры, несущие два разнозначковых гаплоидных ядра и являющиеся по своему происхождению диконидиями, хламидоконидиями.

Хламидоконидии характерны для устомицетов или головневых грибов (*Ustilaginales*). Они имеют упрощенный цикл развития в котором дикариотические споры являются покоящимися.

Дикариотические споры известны и характерны для ржавчинных грибов (*Uredinales*), которые отличаются сложным циклом развития со сменой ядерных фаз и множественной генерацией дикариотических спор и типов спороношения.

Диплоидные споры встречаются у некоторых групп грибоподобных протоктистов и некоторых групп дрожжевых грибов класса *Endomycetes*.

3.3 Мейоспоры телеморфы

Споры, возникающие в результате полового процесса (плазмोगамия, карпогамия, мейоз с последующими митозами), весьма разнообразны, как и мейоспорангии. Последние довольно легко распознаются по морфологическому строению и типу полового процесса, в котором всегда задействованы две или более половые клетки, несущие разнозначковый генетический материал, равнозначный мужскому и женскому началам в общепринятом смысле. У грибоподобных протоктистов конечными продуктами полового процесса являются ооспоры, а у настоящих грибов – зигоспоры, аскоспоры, базидиоспоры.

Ооспоры Для грибоподобных протоктистов характерно разнообразие типов полового процесса от гаметангиогамии до оогамии. Мейоспорангии типа гаметангий образуются копуляцией планогамет – активно движущихся половых клеток или апланогамет (неподвижных половых клеток). В результате гаметангиогамии образуется диплоидная покоящаяся спора или зигоспора, в которой, после периода покоя происходит мейоз. Покоящаяся спора прорастает зооспорангием (гифохитридиомицеты, хитридиомицеты). Для оомицетов характерен половой процесс типа оогамии. Половые органы (мейоспорангии) оогоний и антеридий представляют собой многоядерные клетки, в которых перед копуляцией происходит мейоз. При этом в оогоне формируются неподвижные гаплоидные оосферы, выполняющие роль яйцеклеток. После слияния содержимого антеридия и оогона осуществляется оплодотворение оосфер (кариогамия) и образование диплоидных ооспор. После периода покоя ооспоры прорастают зооспорангием, который продуцирует диплоидные зооспоры несущие два жгутика. В общем количество жгутиков, их форма и расположение на зооспорах, а также тип полового процесса определяют систематическую группу грибоподобных протоктистов. Наиболее доступны для практического изучения в учебных целях сапролегниевые и пероноспорные грибы (рис. 14). Форма ооспор овальная или шаровидная. Экзоспорий часто орнаментирован сетчатый или бороздчатый шиповатый или иной. Вся оболочка ооспоры окрашенная, толстостенная. В состоянии ооспоры грибоподобные протоктисты переносят неблагоприятные воздействия среды. В частности в этом состоянии гриб зимует в тканях растения хозяина, используя их как защиту для ооспор (рис. 15).

Зигоспоры. Гаметангиогамия – характерный половой процесс, встречающийся у настоящих грибов аскомицетов и зигомицетов. У зигомицетов (*Zygomycetes*) сливаются два многоядерных гаметангия. В образующемся мейоспорангии, или зигоспорангии, формируется одна зигоспора, многочисленные ядра которой парно сливаются (кариогамия). К моменту прорастания зигоспоры в ней остается одно диплоидное ядро, которое после мейоза дает четыре гаплоидных, из которых три дегенерируют. Четвертое – многократно митотически делится и при прорастании зигоспоры все ядра переходят в проростковую гифу, на которой затем образуется спорангий. Спорангиоспоры гаплоидны, и все одного полового знака. Половой процесс при котором конечным продуктом является зигота - диплоидная спора, называется зигогамией. Зигоспоры – одноклеточные образования, чаще шарообразные, с многослойной окрашенной оболочкой. Экзоспорий орнаментирован бородавчатыми пирамидальными или звездчатыми выступами.

Следует отметить что у этих грибов половые стадии не относятся к номенклатурно определяющим элементам описания. Для установления таксонов служат более доступные богатые признаками бесполое спороношение – морфологические структуры анаморфы. Для выделения таксонов более высокого ранга, наряду с вышеупомянутыми признаками анаморфы, используются состав клеточной стенки степень септированности гиф и тонкое строение пор в перегородках [33]

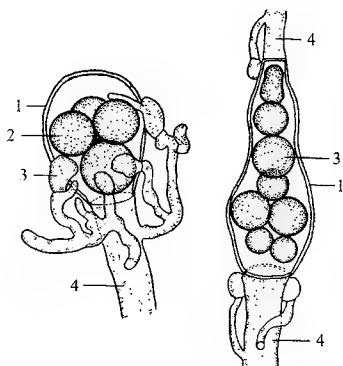


Рис. 14 Мейоспорангии *Saprolegnia littoralis* [55] 1 – оогон, 2 – антеридий 3 – оосфера; 4 – соматические гифы

которые у видов класса *Ascomycetes* располагаются на септированном мицелии. В формировании плодовых тел принимает участие также септированный мицелий

Аскоспоры – продукт нескольких типов полового процесса сумчатых грибов (*Ascomycota*). Они образуются эндогенно в половом органе сумчатых грибов – сумке, аске. Последние формируются на дикариотическом мицелии, на специально организованных для этого морфологических структурах таломов грибов плодовых телах либо непосредственно на мицелии. Важно при определении найти этот спорогенный орган и споры, чтобы установить по ним классовую принадлежность грибов. Сумки и сумкоспоры – определяющий признак сумчатых грибов. Сумки могут находиться как среди гиф субиккулюма – воздушного надсубстратного мицелия так и в специализированных образованиях этого мицелия плодовых телах (аскомах) разбросанно цепочками, пучками либо слоем среди стерильных клеток парафиз. Парафизы и сумки образуют сплошной палисадный слой открыто на плодовых телах типа апотетий или внутри полузакрытых плодовых тел типа перитеций. Этот слой называют гименальным слоем или гимением. Подробно о местонахождении сумок и форме плодовых тел изложено далее в гл. 6. При определении аскоспор следует помнить, что аскоспоры образуются эндогенно, внутри сумок

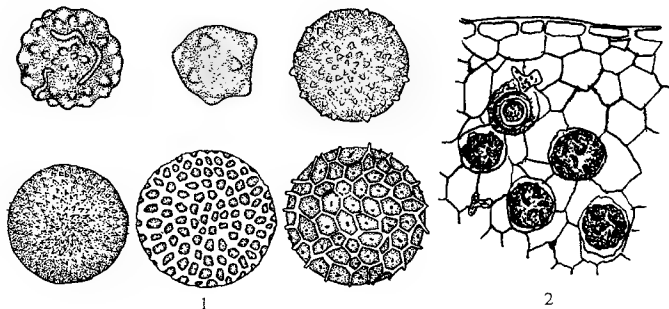


Рис. 15. Ооспоры видов *Albugo* (порядок *Peronosporales*) – белой ржавчины травянистых растений [55] 1 – структура экоспория; 2 – местонахождение ооспор в ткани листа растения-хозяина

В систематике сумчатых грибов строение сумок является главным диагностическим признаком, по которому идет группирование видов в подклассы. Строение и окраска спор используются для более детальной характеристики систематических групп. На рис. 16, 17, 18 представлены репродуктивные структуры сумки и аскоспоры нескольких групп сумчатых грибов – пиреномицетов, дискомицетов и локулоаскомицетов. Две близкие филогенетические группы – пиреномицеты и локулоаскомицеты – характеризуются одинаковым набором типов спор – от одноклеточных до муральных. Особенно много видов грибов с муральными спорами среди локулоаскомицетов. У дискомицетов муральный тип спор не встречается, а виды пещицевых (*Perizales*) и трюфелевых (*Tuberales*) грибов имеют только одноклеточные споры, у некоторых – с апикальными придатками (рис. 17) а также с орнаментированным экзоспорием – бородавчатым, бороздчатым, шиповатым и т.д.

Следует помнить общее правило при идентификации грибов, что споры – наиболее консервативные структуры. Их размеры, форма, окраска варьируют в небольших пределах и являются постоянными для вида. Это же положение относится и к сумкам. При определении грибов измеряется не менее десяти хорошо развитых сумок и спор и указываются пределы варьирования ширины и длины. При узкоспециализированных научных изысканиях применяется метод взвешивания признаков, в частности, соотношение длины и ширины спор, которое для вида является постоянным [15].

Базидиоспоры продукт полового процесса тила соматогамии. Образующийся при этом дикариотический мицелий трофически самостоятелен и почти все развитие таллома происходит в дикариотической фазе. Гаплоидная фаза очень короткая. Базидиомы или плодовые тела базидиальных грибов формируются на дикариотическом мицелии. Они несут на специализированной для этого ткани слой мейоспорангиев – базидий, на которых экзогенно, после завершения полового процесса образуются мейоспоры базидиальных грибов – базидиоспоры. Наличие базидии – главный отличительный признак грибов отдела *Basidiomycota*. Строение базидии используется при выделении подклассов базидиальных грибов. Различают одноклеточные или холобазидии и многоклеточные, или фрагмобазидии (см. рис. 78). В соответствии с этим выделено три подкласса: холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetidae*), гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*), телиобазидиомицеты (*Teliobasidiomycetidae*) [34]. Мицелиальной, или талломной, структурой, несущей базидии для первых двух групп, является базидиома (гл. 7), для грибов третьей группы – урединома (гл. 4). Споры холобазидиомицетов всегда одноклеточные гиалиновые дистриноидные или амилоидные

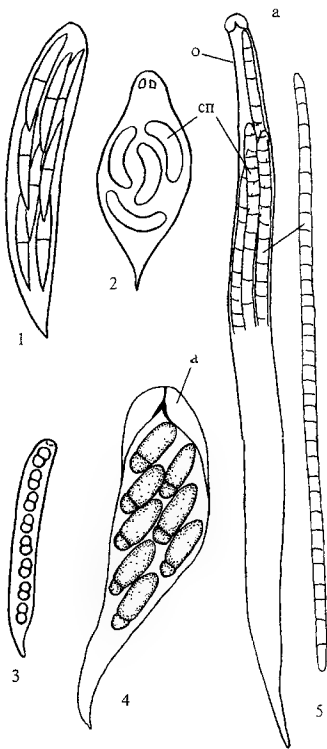


Рис. 16. Унитунчатые сумки и аскоспоры некоторых видов Пиреномицетов [10, 24, 55]: 1 – *Bertia*; 2 – *Valsa*; 3 – *Nectria*; 4 – *Gnomonia*; 5 – *Cordyceps*, а – апикус сумки; н – ножка; о – оболочка; сп – споры

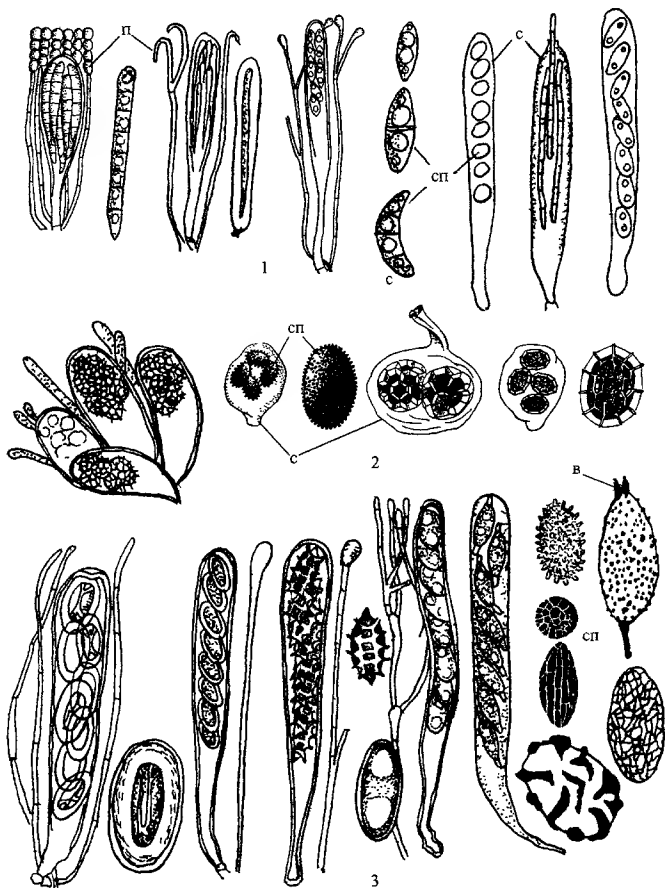


Рис. 17. Унитункатные сумки, аскоспоры и парафизы видов дискомицетов [34, 47, 55-59] 1 - *Helotiales*; 2 - *Tuberales*; 3 - *Pezizales*; с - сумки; сп - споры; п - парафизы; в - апикальные выросты

Форма строение и характер экзоспория показаны на рис. 10, 11, 12. Форма спор размеры структура экзоспория, цвет спорового порошка широко используются в практике определения систематических групп холобазидиомицетов Группы видов выделенные по окраске спор зачастую формальные и могут включать в себя разные семейства или роды отдельных семейств Например споры знакомых многим трубчатых грибов маслят, белых, подберезовиков и подосиновиков в большинстве случаев удлиненно-овальные или веретеновидные, реже яйцевидные желто-оливково-бурые в массе же зачастую табачно-оливковые. По характерной амилоидной структуре экзоспория (шиповатой сетчатой или ребристой) и всегда хорошо выраженному апиксу можно отличить споры сыроежковых грибов куда относятся известные многим любителям грибов сыроежки и грузди

Порядок *Agaricales* объединяет виды, характеризующиеся большим разнообразием базидиоспор. Цвет спорового порошка и строение спор у многих систематических групп имеют характерные особенности Так, угловатые, крупнобугристые, грязно-розовые споры свойственны видам семейства энтоломовых грибов (*Entolomataceae*) Темноокрашенные споры, с порой прорастания, встречаются у навозниковых (*Coprinaceae*), большитиевых (*Bolbitiaceae*), строфариевых (*Strophariaceae*). Споры многих паутинниковых (*Cortinariaceae*) миндалевидной формы желтые, бурые с пунктированной либо с бородавчатой поверхностью (рис. 19).

Споры порядка *Boletales* у большинства видов удлиненно-веретеновидные, эллипсоидные цилиндрические без поры прорастания. табачно-бурые, бледно-желтые, а у семейства шишкогубовых (*Strobilomycetaceae*) черные и порфирово-бурые

У сыроежковых грибов (*Russulales*) споры имеют амилоидную орнаментацию экзоспория и по этому признаку четко отделяются от спор других видов грибов.

Достаточно разнообразны споры видов многочисленного порядка афиллофоровых грибов (*Aphyllphorales*) Они могут быть окрашенными в основном в буроватые цвета или быть гиалиновыми (бесцветными), иметь гладкую поверхность либо различно орнаментированную (скульптурированную) амилоидную или нет быть разнообразными по форме (от овальных, цилиндрических до звездчатых и т.д.).

Базидиоспоры видов группы порядков гастеромицеты с подземными плодовыми телами имеют часто яйцевидную лимонovidную или веретеновидную форму У гастеромицетов с наземными плодовыми телами споры в большинстве случаев шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические. У большинства видов гастеромицетов поверхность спор так или иначе орнаментирована: бородавчатая

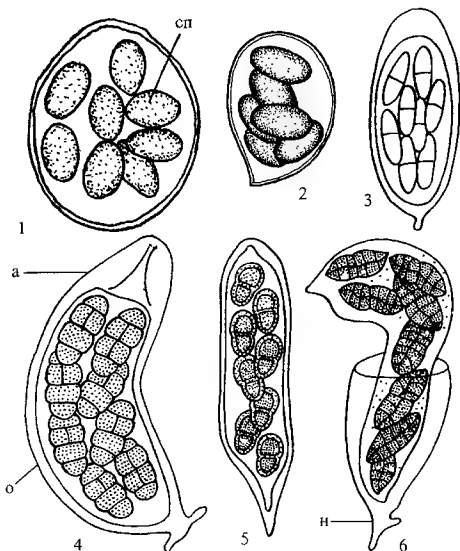


Рис. 18. Битунчатные сумки и аскоспоры видов некоторых родов *Loculoascomycetidae* [7, 10]: 1 — *Sphaeroteca*; 2 — *Erysiphe*; 3 — *Mycosphaerella*; 4 — *Pyrenophora*; 5 — *Didymosphaeria*; 6 — *Pleospora* а — аликис; н — ножка о — битунчатная оболочка; сп — споры

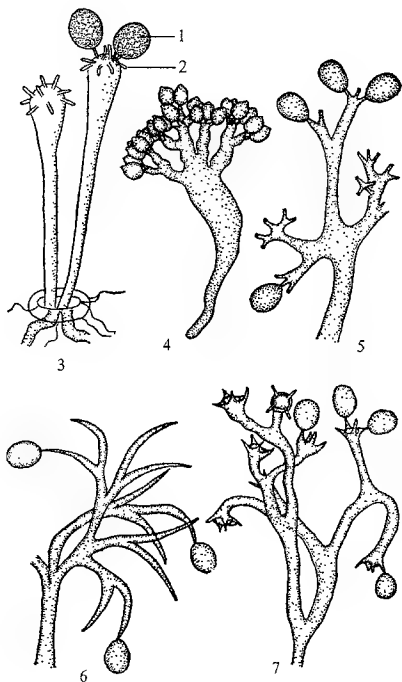


Рис. 20. Типы спорангиеносцев некоторых родов пероноспоровых грибов [55]. 1 — спорангии (конидии); 2 — стеригма, 3 — *Basidiophora*; 4 — *Sclerospora*, 5 — *Plasmopara*, 6 — *Peronospora*; 7 — *Bremia*

экзогенному способу образования спор в одном случае, через уменьшение количества спор в спорангиях до одной и образование сильно разветвленных спорангиеносцев, несущих множество малоспоровых спорангиев. В другом случае спорангии обрели сложное многоклеточное строение направленное на увеличение количества продуцируемых спор.

Почти все зигомикеты — одноклеточные или многоклеточные микроскопические грибы. И только высокопродвинутое в эволюционном плане эдогоновые грибы (порядок *Endogonales*) имеют крупные, хотя и примитивно устроенные плодовые тела типа клейстотетий. Характерной особенностью зигомикетов является то, что половая спора — зигота зигоспора — прорастает только спорангием. Основное количество их образуется на вегетативном мицелии, что дает возможность зигомикетам в короткий промежуток времени полностью оккупировать субстрат, при условии что последний находится во влажном состоянии.

зооспорангиев, отделения их от зооспорангионосцев за счет особых гигроскопических торсионных механизмов в стенках зооспорангионосцев. Наконец, выработалась способность отброшенного зооспорангия прорастать зооспорами во влажной среде и только гифой — при недостатке влаги. В последнем случае зооспорангий стал работать по принципу конидии неподвижной споры бесполого происхождения. Конидиоспороношение — вершина эволюции бесполого разномногоклеточного грибоподобных протоктистов.

Такой путь эволюции прослеживается у оомицетов, в частности пероноспоровых грибов. Благодаря обретению способности к конидиоспороношению оомицеты широко освоили среду с ее огромным растительным и животным миром, паразитируя на ее представителях (рис 20).

Спорангиоспоры — неподвижные гаплоидные споры, образующиеся внутри спорангия, т.е. эндогенно. Споры одноклеточные содержат одно или несколько ядер, покрыты чаще всего орнаментированной оболочкой. Спорангиоспороношение — характерный признак грибов класса *Zygomycetes*. У большинства видов в онтогенезе спорангиоспороношение доминирует над половым, и воспроизводство видов идет за счет спорангиоспор.

Эволюция грибов этой группы в большей степени коснулась спорангиев и спорангионосцев, в меньшей степени спорангиоспор. Они остались одноклеточными структурами. Изменение спорангиев шло от одноклеточных структур к многоклеточным от эндогенного к

шпиговатая сетчатая продольно-ребристая Цвет спор в основном желтоватый оливковый коричневый или пурпуровый [49]

Споры гетеробазидиальных грибов характеризуются сравнительно небольшим разнообразием Большая часть видов имеет удлиненные или овальные споры, одноклеточные или в разной степени сегментированные

Базидиоспоры ржавчинных грибов в большинстве своем гиалиновые, овальные, округлые Они имеют очень короткий период покоя и вскоре после образования прорастают первичным мицелием

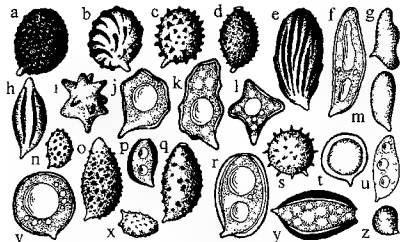


Рис. 19. Споры шляпочных грибов (*Agaricales s.l.*): а – шишкогриб клочковатоножковый (*Strobilomyces floccopus*); б – млечник жгучемлечный (*Lactarius pyrogalus*); в – сыроежка буреющая, селедочная (*Russula xerampelina*); д – псатирелла бархатистая (*Psathyrella velutina*); е – *Boletellus floriformis*; ф – подберезовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*); г – лепиота, чешуйница зернистая (*Lepiota subgranulosa*); h – клитопилус подвижный (*Clitopilus prunulus*); i – волоконница звездчато-споровая (*Inocybe asterospora*); j – розовопластинник цитовидный (*Entoloma clypeatum*); k – розовопластинник Бабingtona (*Entoloma babingtonii*); l – розовопластинник шишковато-споровый (*Entoloma staurospora*); m – лепиота, чешуйница белая (*Lepiota alba*); n – лейкопаксиллус парадоксальный (*Leucopaxillus paradoxus*); o – ольховница ивовая (*Alnicola salicis*); p – строфария украшенная (*Stropharia coronilla*); q – панеолина сенокосная (*Panaeolina foeniculacea*); r – гриб зонтик высокий (*Macrolepiota procera*); s – лаковица лаковая (*Laccaria laccata*); t – поплавок серый (*Amanitopsis vaginata*); u – кантареллула выпуклая (*Cantharelulla umbonata*); v – удеманиелла канареечно-желтая (*Oudemansiella canarii*); x – леписта; рядовка лиловоногая (*Lepista saeva*); y – навозник нечистотный (*Coprinus sterquilinus*); z – рядовка белая (*Tricholoma album*)

3.4 Споры анаморфы

Бесполое репродуктивное структуры – митоспоры, дикариоспоры, диплоспоры служат для массового расселения грибов. У грибоподобных протоктистов эту роль выполняют зооспоры. Они развиваются различными путями на вегетативной части организма, во всех ядерных фазах развития грибных и грибоподобных протоктистов – гаплоидной, дикариотической, диплоидной. При этом спорогенными клетками могут быть любые или специализированные клетки мицелия

Зооспоры, зооспорангиоспоры подвижные репродуктивные структуры грибоподобных протоктистов, образуются внутри многоядерной клетки – зооспорангия. Кусочки цитоплазмы группируются вокруг ядер. После образования жгутиков эти голые кусочки цитоплазмы начинают активно передвигаться и покидают зооспорангий. Половые клетки – гаметы и зооспоры большинства жгутиковых грибов – имеют идентичное строение и могут отличаться только размерами. Строение жгутикового аппарата зооспор и гамет служит важнейшим диагностическим признаком при выделении отделов и классов грибоподобных протоктистов. Затем по значимости следует половой процесс, строение половых органов и мейоспор строение вегетативного тела наличие клеточной стенки и ее строение, наличие и строение септ

Эволюция грибов этой группы коснулась в большей степени грибного организма в целом, нежели зооспор. Изменялся и совершенствовался спорангий как в сторону увеличения количества зооспор и размеров зооспорангия так и его строения. Произошло это событие за счет ветвления зооспорангионосцев – специализированных ветвей мицелия, несущих зооспорангия. Многие группы грибоподобных протоктистов освоили сухопутный образ жизни, в котором грибной организм лишь периодически попадал в условия увлажнения. У таких видов выработался механизм отбрасывания

На рис. 21 показаны четыре возможные линии развития талломов зигомикетов, от спорангиоспроношения к конидиоспроношению. Для составления схемы использованы рисунки нескольких авторов [51 55, 58]

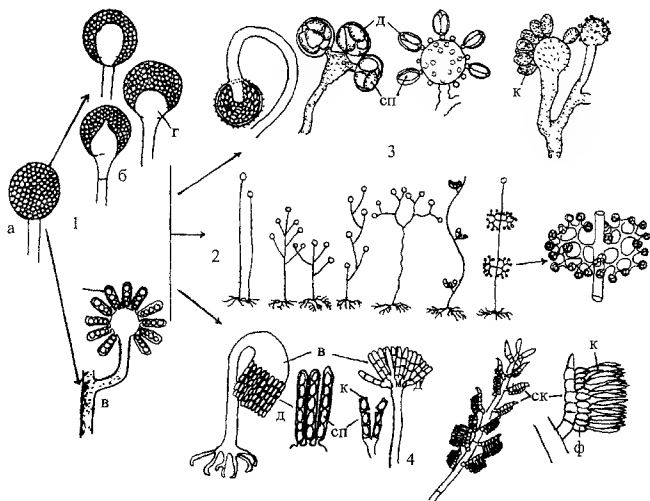


Рис. 21. Возможные пути перехода от эндогенного спорангиоспроношения к экзогенному конидиоспроношению у *Zygomycetes*

1 Усложнение строения спорангия: а – простой спорангий; б – стилоспорангий; в – мероспорангий; г – колонка, которая разрастаясь внутри спорангия делала слой спорангиоспор более тонким д спорангиоли.
 2 Усложнение строения спорангиеносцев путем ветвления
 3 Редукция числа спор в спорангиях, образование спорангиолей при одновременном усложнении спорангиеносцев: д – спорангиоли; сп – споры; к – конидии
 4 Образование на мероспорангиях удлиненных спорангиолей деление их септами на односпоровые части, отчленение их от спорангиолей подобно конидиям, а также образование спороклядий – септированных спорангиев, на которых с помощью переходных клеток – фиалид образуются конидии: в – мероспорангии, д – спорангиоли; сп – споры, к – конидии, ск – спорокляд; ф – фиалиды

Конидии – бесполое грибные споры развивающиеся вне спорангия непосредственно на мицелии. В принципе, любая клетка (гифа) может вся целиком распадаться на части либо если это конечная гифа начать делиться, отчленяя конидиеспоры. В последнем случае она будет играть роль конидиеносца или конидиогенной клетки. Конидиальное спороношение отличается исключительным разнообразием [44].

По характеру возникновения и развития конидии относятся к двум группам – талломной или галлической, и бластической (нем. бласт – вздутие). Галлические конидии образуются путем последовательного септирования и расчленения уже существующих гиф. Такие конидии могут быть похожими на конидиогенную клетку, только меньшего размера, или, после образования перегородки, происходит увеличение размера и утолщение оболочек споры. В формировании оболочек конидий

принимают участие все слои оболочек конидиогенной клетки. Так образуются голоталические атро-, аннело- и алевриоконидии. В случае образования атроконидии в качестве конидиогенной клетки может послужить любая конечная гифа. Она просто распадается на участки, образуя конидии. Другое название таких конидий – оидии (рис. 22).

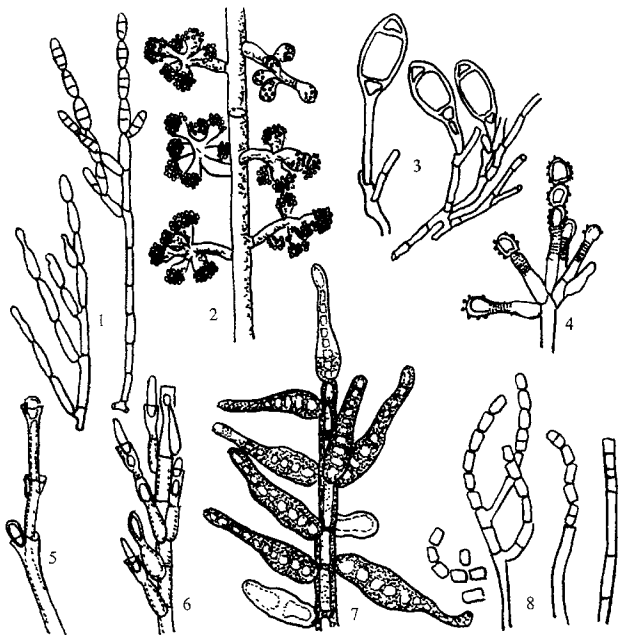


Рис. 22. Способы образования конидий [34]: талломный – алевриоконидии (3), аннелоконидии (4) атроконидии (8); бластический – бластоконидии (1, 2) фиалоконидии (5, 6), пороконидии (7)

При бластическом способе формирования конидий не только апикальная часть, но и любая часть оболочки конидиогенной клетки может выпячиваться и разрастаться, а затем образуется перегородка отделяющая конидию. В этом случае все слои оболочки конидиогенной клетки участвуют в образовании оболочки конидии. Почкующиеся клетки дрожжевых грибов (*Endomyces*) – типичные бластоконидии или голобластические конидии. Они образуются вытягиванием всех слоев оболочки материнской клетки в зачаток дочерней клетки. В свою очередь, дочерняя клетка также начинает отпочковывать конидии в результате чего формируется цепочка клеток в акропетальной последовательности почкования дочерних клеток.

При энтероталическом способе формирования оболочек конидий участвуют только внутренние слои оболочки конидиогенной клетки. Образование конидий идет через поры в наружных слоях гифы и выпячивания внутренних. При этом образуются пороспоры. На стенках материнской клетки остаются следы выхода дочерней. Молодые конидии формируются в базипетальной последовательности.

Следующий тип бластогенных конидий – фиалоспоры. Оболочка конидий формируется заново вокруг ядра с цитоплазмой. Оболочка конидиогенной клетки не принимает участия в ее образовании.

Наибольшего разнообразия и совершенства конидиальное спороношение достигло у грибов класса *Deuteromycetes*. Многие группы совершенных грибов (*Ascomycetes*, *Basidiomycetes*) утратили способность к половому спороношению или возвращаются к нему спорадически. Установить классовую принадлежность таких грибов трудно, а зачастую и невозможно. Поэтому эти виды были объединены в условный класс несовершенных грибов – *Deuteromycetes*. Несовершенные грибы в силу их тотального распространения на земле и обитания в различных экологических условиях на всех доступных субстратах, выработали необходимый ряд приспособительных структур, обеспечивающих репродукцию. Дейтеромицеты – паразитические микроскопические грибы. Такой грибной организм не успевал создать на ограниченном по объему субстрате какие-то крупные структуры. Это с лихвой восполнялось многократным воспроизводством спор благодаря конидиеспороношению и совершенствованию аппарата этого спороношения. Совершенствовались и сами конидии. Разнообразие их форм по сравнению с другими спорами, велико. Это одно и многоклеточные структуры снабженные апикальными придатками многократно разветвленными выростами многолучевые, муральные, спирально закрученные и т.д. Особенно сложную форму имеют споры водных гиомицетов, обладающих, благодаря наличию придатков и разветвлений, плавучестью (рис. 23). Это “водомерки” грибного мира. Такие споры носят течениям и ветром по поверхности воды пока они не попадают на нужный им субстрат.

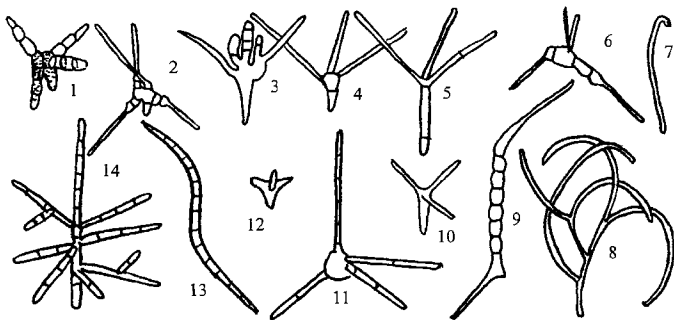


Рис. 23. Конидии водных гиомицетов: 1-6 и 10-12 – четырехлучевые и трехлучевые 7 9 13 – сигмовидные 8 14 – многократно разветвленные [34]

Диконидии – дикариотические споры – споры, несущие два разнонаправленных гаплоидных ядра на дикариотическом мицелии. При этом ядра митотически параллельно делятся и переходят одновременно во вновь образующуюся клетку – дикариотическую спору или диконидию. Они характерны для ржавчинных (*Uredinales*) и головневых (*Ustilaginales*) грибов. Мицелий прорастающей споры несет два разнонаправленных гаплоидных ядра, т.е. изначально является вторичным в отличие от гаплоидного первичного, характерного при прорастании мейоспор.

Как уже отмечалось, при определении генезиса спор необходимо определить спорогенный орган спорогенную клетку и мицелиальные или талломные структуры, несущие эти клетки. Для конидий такой структурой является конидиома, а для диконидий – урединома (гл.4).

Грибы порядка *Uredinales* обладают резко выраженным плейоморфизмом и имеют несколько типов спороношений в зависимости от кариостадии развития гриба. Вегетативный мицелий этих грибов развивается в тканях растения-хозяина, одного или двух. Гифы такого мицелия бесцветны с перегородками располагаются между клетками образуя гаустории различного типа проникающие в клетки. Споры трех стадий и, соответственно трех типов спороношений, развивающихся в дикарио

тической фазе цикла развития имеют яркоокрашенные в разные оттенки ржавого и бурого цвета оболочки или содержимое, что придает спорониям вид ржавых пятен. Это эцидиоспороношение и эцидиоспоры, уредоспороношение и уредоспоры, телейтоспороношение и телейтоспоры

Эцидиоспоры всегда одноклеточные, различной формы и величины: шаровидные, овальные, эллипсоидные, яйцевидные, угловатые многогранные, с оболочкой различной толщины, всегда орнаментированной (рис. 24). Это могут быть мелкие бородавочки, бородавки, шипы и шипики, густо или редко расположенные. Проростковые поры у большинства видов ржавчинных грибов в эцидиоспорах незаметны

Уредоспоры или летние споры, — всегда одноклеточные, с бесцветным или окрашенным содержимым с бесцветной или окрашенной оболочкой, всегда орнаментированной, различной формы, величины и плотности расположения бородавок, шипиков, ребер, полос и т.д. Характерный систематический признак, как отмечает Купревич и др. (1975) — определенное число строения и расположение проростковых пор. Во многих случаях проростковые поры бывают незаметны или плохо заметны. Для их выявления производят обработку препаратов молочной кислотой слегка подкрашенной синькой или хлоралгидратом (гл. 7 Реактивы). У многих видов оболочка под проростковыми порами набухает и образует различную формы «дворики» (сосочки), являющиеся также отличительным признаком (рис. 25). Кроме того уредоспоры могут быть сидячими или формироваться на ножках долго сохраняющихся или обламывающихся

Телейтоспоры несмотря на огромное разнообразие, имеют довольно устойчивую форму. Также, как и уредоспоры, окрашены в желтые, ржавые и бурые цвета, имеют орнаментированную оболочку. Проростковые поры в большинстве случаев расположены на вершине или сдвинуты на бок, прикрыты разной формы и величины сосочком, окрашенным либо бесцветным, и без него. Подавляющее число видов ржавчинных грибов имеют телейтоспоры с ножкой, представляющей зачастую удлиненную толстостенную клетку. Ножки телейтоспор могут легко обламываться. В отличие от эцидиоспор и уредоспор телейтоспоры одно-, двух- или многоклеточные, причем на одной клетке — ножке могут формироваться несколько телейтоспор (рис. 25)

Дикариотические хламидоспоры, зимующие или покоящиеся споры головневых грибов (*Ustilaginales*), образуются осенью путем распада дикариотического вегетативного мицелия, обитающего в тканях пораженного растения хозяина. Такие споры известны как хламидоспоры — споры с очень толстой и окрашенной в темный цвет оболочкой. Части поврежденного растения выглядят обугленными (рис. 26). Весной хламидоспоры прорастают базидией

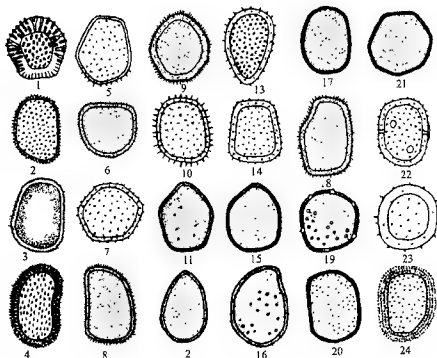


Рис. 24. Эцидиоспоры различных видов ржавчинных грибов [25].

1 — *Thekopsora areolata* Magn.; 2 — *Melampsorella symphyti* Bub.; 3 — *Pucciniastrum pustulatum* Diet.; 4 — *Coleosporium inulae* Rab.; 5 — *Uromyces scrophulariae* Fckl.; 6 — *U. dactylidis* Oth.; 7 — *U. veratri* Schroet.; 8 — *U. junci* Tul.; 9 — *U. gerani* Lev.; 10 — *U. appendiculatus* Link.; 11 — *U. trifolii-repentis* Liro.; 12 — *Ochrospora ariae* Syd.; 13 — *Phragmidium tuberculatum* Mull.; 14 — *Melampsora galanthi-fragilis* Kleb.; 15 — *Puccinia dispersa* Erikss. et Henn.; 16 — *P. bromina* Erikss.; 17 — *P. helianthi* Schw.; 18 — *P. coronifera* Kleb.; 19 — *P. phragmitis* Koern.; 20 — *P. asparagi* DC.; 21 — *P. convolvuli* Cast.; 22 — *Gymnosporangium juniperinum* Mart.; 23 — *Phragmidium rubi-idaei* Karst.; 24 — *Endophyllum sempervivi* d By

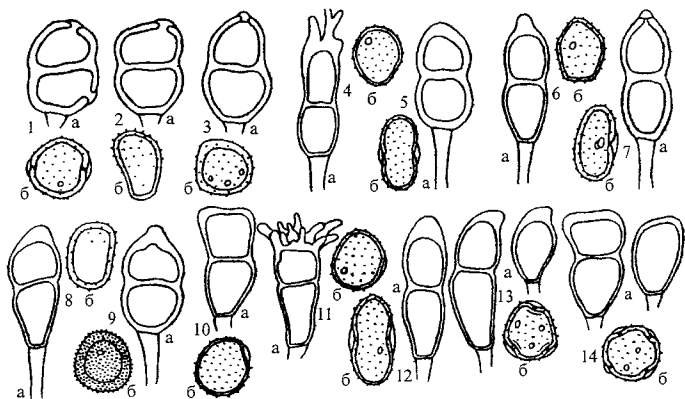


Рис. 25. Формы телиоспор (а) и уредоспор (б) у различных видов рода *Puccinia* [25]: 1 – *P. bupleuri falcati* (ДС.) Wint.; 2 – *P. conii* Fekl.; 3 – *P. bullata* (Pers.) Wint.; 4 – *P. festucae* Plowr.; 5 – *P. australis* Koern.; 6 – *P. cynodontis* Desm.; 7 – *P. phragmitis* (Schum.) Koern.; 8 – *P. isiacae* (Thuem.) Wint.; 9 – *P. cesatii* Schroet.; 10 – *P. poae-sudeticae* (West.) Jorst.; 11 – *P. coronifera* Kleb.; 12 – *P. graminis* Pers.; 13 – *P. arrhenatheri* (Kleb.) Erikss.; 14 – *P. anomala* Rostk.

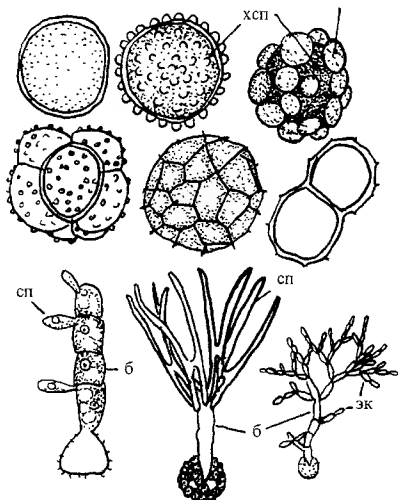


Рис. 26. Споры головневых грибов (*Ustilaginales*) [34 61].

б – базидии
сп – базидиоспоры;
хсп – хламидоспоры, хламидоконидии
эк – энтеробластические конидии

Глава 4. КОНИДИОМА И УРЕДИНОМА

Массовое размножение грибов связано со вторичными репродуктивными спорами конидиями и диконидиями, многократная генерация которых в течение вегетационного периода обеспечивает широкое распространение грибов и вызывает зачастую тотальное заражение и гибель растений или значительное их ослабление. Весь жизненный цикл или часть его у этих грибов проходит в состоянии анаморфы – стадии, характеризующейся образованием бесполов спор – конидий и диконидий. Эти споры развиваются на специализированных мицелиальных или талломных структурах – микроскопических образованиях своеобразных плодовых телах, соответственно, конидиомах и урединомах простых или сложно устроенных

4.1. Морфологическое разнообразие конидиом

Конидиома морфологически организованная структура таллома, продуцирующая конидии

1. Одиночные конидиеносцы В простейшем случае конидиома представляет собой прямую вертикально растущую специализированную гифу или ветвь мицелия отклоняющую тем или иным путем конидии. Эволюция этого типа конидиом шла по пути усложнения ветвления конидиеносцев. Конидиеносцы настоящих грибов образуются только на септированном мицелии и сами соответственно также септированы. Усовершенствование конидиеносцев проявляется в разном характере их ветвления. Они могут быть дихотомически разветвленными, симподиальными, мучочатыми и т.д. Это приводит к формированию на одном конидиеносце огромного количества конидий (рис 27). Одновременно с усложнением строения конидиеносцев шла их агрегация: формирование нескольких (либо многих) конидиеносцев в пучки, кучки в более или менее плотные образования, расположенные на сплетении мицелия, на так называемых мицелиальных подушечках. При этом подобных мицелий мог разрастаться до таких пределов, что охватывал и прикрывал конидиеносцы подобно перидию плодовых тел или образовывал вокруг конидиеносцев защитный слой из специализированных толстостенных гиф шетинок. Таким образом были сформированы конидиомы типа *коремия* *ложе спородохий*, *пикнида* (рис. 28).

Коремия – одновременное развитие нескольких десятков конидиеносцев, которые в процессе формирования коремии всегда сплетаются между собой благодаря ветвлению гиф образуя столбик. По всей поверхности но больше в верхней части этого столбика располагаются конидиеносцы. Иногда на столбике образуется хорошо выраженная головка из конидиеносцев. Выгода от такой организации конидиомы типа *коремия* – лучшее рассевание конидий.

Ложе – под этим понятием подразумевается агрегирование большого количества конидиеносцев (много сотен) друг около друга на сплетении мицелия как правило, под покровом ткани растения. Такие ложе образуют чаще всего простые или слабоветвистые конидиеносцы.

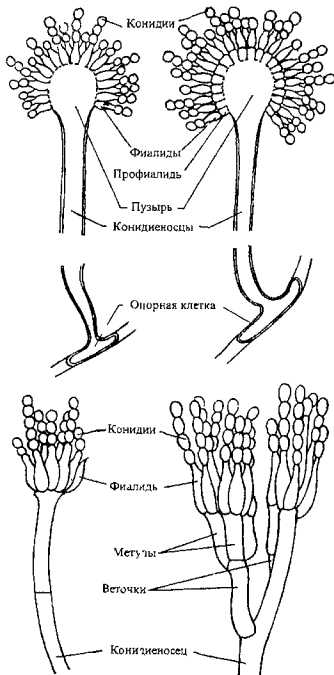


Рис. 27 Строение конидиеносцев: сверху – аспергилл; внизу – пеницилл [34]

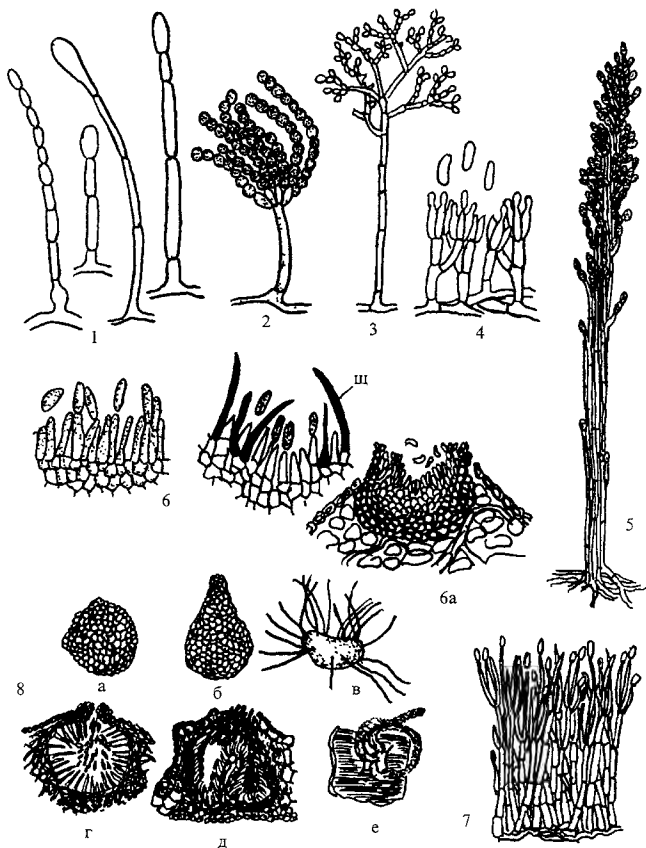


Рис. 28 Форма и строение конидиом и составляющих их конидиеносцев 1 - простой конидиеносец с конидиями; 2 - одиночный конидиеносец с мутовкой конидиеносных гиф на конце; 3 - одиночный конидиеносец с разветвленными конидиогенными клетками на конце; 4 - скученное расположение одиночных конидиеносцев; 5 - коремия; 6 - ложе; ш - щетинки; 6а - ложе с базальным слоем гиф имеющих строматическое строение (оболочки клеток утолщены); 7 - спородохий; 8 - пикниды: а - шаровидная, б - грушевидная в - со щетинками на поверхности г - пикнида, погруженная в ткань растения-хозяина; д - камерная пикнида, погруженная в стому; е - выход жгута слизи со спорами из погруженной в субстат пикниды

относительно короткие. Характерной особенностью ложа является расположение конидиеносцев на плотном сплетении мицелия. Ложе может быть погруженным в субстрат либо быть поверхностным относительно субстрата.

Первое примитивное ложе грибов появилось у грибоподобных протоктистов пероноспоровых грибов семейства *Albuginaceae* (рис 29). Однако в агрегации конидиеносцев участвовало много микроскопических одноклеточных талломов относящихся к одному виду гриба. В отличие от них у несовершенных грибов конидиома типа ложе образуется на одном септированном мицелии из конидиеносцев, относящихся к этому мицелию.

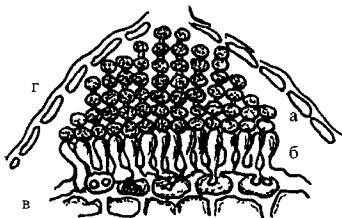
Спородохий по внешнему виду напоминает коремию и ложе одновременно. Слой конидиеносцев располагается на поверхности выпуклой мицелиальной подушечки или стромы в виде подушечки. Сложен разветвленными конидиеносцами. Если спородохий имеет слизистую или желеобразную консистенцию а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия то такие конидиомы называют *пионотами*.

Пикниды наиболее сложно устроенные конидиомы. Чаще всего они имеют защитную оболочку – перидий а также могут располагаться в строме. Формирование пикниды можно представить как дальнейшее развитие подстилающего ложе мицелия который охватывает конидиеносцы не только с боков, но и сверху оставляя лишь малое отверстие – *остиолу* для выхода спор. Такой выход часто сопровождается потоком слизи, которая захватывает конидии и выталкивает их наружу. Эти, часто окрашенные, жгуты можно рассмотреть под лупой. Конидиеносцы в пикниде располагаются по всей внутренней поверхности. Кроме одиночных пикнид, у многих несовершенных грибов встречаются сложные, внутренняя поверхность которых образует своеобразные складки, камеры, что конечно увеличивает репродуктивную мощность такой конидиомы. Пикнида – наиболее совершенная форма конидиом и конидиального спороношения. Она содержит большое количество конидиеносцев. И конидиеносцы, и конидии (до созревания последних) хорошо защищены оболочкой пикниды.

Классификация несовершенных грибов основана на особенностях конидиогенеза, строения конидий и конидиом (табл 5). По классификации П.А.Саккардо, несовершенные грибы подразделяются на три крупных порядка в зависимости от различий в форме конидиального спороношения. В отличие от нее А.А.Потебни подразделил эту группу грибов на пять порядков в основном соответствующих перечисленным выше типам конидиом [28].

В системе А.А.Потебни саккардовский порядок *Hyphomycetales* разделен на два самостоятельных порядка. *Hyphales Coremiales*. Кроме того, часть гифомицетов, у которых конидиеносцы собраны густым, тесным слоем на поверхности ложа имеющего рыхлое строение вместе с видами семейства меланкониевых (*Melanconiaceae*) выделены в порядок *Acerculales* (А.А.Потебни собирает в кучу, скоплять). Другой саккардовский порядок – *Sphaeropsidales* – также разделен на два порядка: *Pseudopycnidiales* (грибы с ложными пикнидами) и *Pycnidiales* (грибы с настоящими пикнидами).

Рис 29 Агрегация отдельных конидиеносцев в конидиому типа ложе у видов рода *Albugo* [34]. а – конидиеносцы (зооспорангии), б – конидиеносцы (зооспорангиеносцы), в, г – мезофильные клетки и эпидермис растения-хозяина



Далее во всех классификациях группирование видов идет с учетом строения конидий по форме септированности наличию придатков и т.д. Особенно важным признаком в такой группировке является окраска спор. Выделяют гиалиновые, бесцветные или слабоокрашенные споры (*Hyalo*) и споры окрашенные: темные бурые, дымчатые (*Phaeo*). Причем синие, голубые, красные, пурпурные, зеленые, золотисто-коричневые входят в *Hyalo*-группу, оливковые, коричневые, каштаново-коричневые, бурые, черные – в *Phaeo*-группу.

В многотомном издании Мир растений [34] приводится классификация несовершенных грибов в основном по Саккардо, с добавлением двух небольших порядков – Бластомицеты (*Blastomycetales*) и Агономицеты (*Agonomycetales*). Порядок бластомицетовых грибов объединяет дрожжевые грибы у

которых половой процесс либо неизвестен, либо был обнаружен после того, как были описаны несовершенные стадии анаморфы. Такие дрожжи обычно стабильно размножаются в природе в гаплоидном состоянии без включения полового процесса. Как и все другие таксоны несовершенных грибов, порядок бластомицетов очень гетерогенный в него входят анаморфы разных родов как аскомицетных так и базидиомицетных дрожжей.

Таблица 5

Ключ для определения порядков и семейств *Deuteromycetes* по Саккардо и Потебне [28]

Порядок по Саккардо	Семейство	Порядок по Потебне
1 <i>Hyphomycetales</i>	<i>Mucedinaceae</i> мицелий и конидии бесцветные; конидиеносцы свободные, не сросшиеся в коремии (пучки)	1 <i>Hyphales</i> (<i>Moniliales</i>)
	<i>Dematiaceae</i> – мицелий или конидии темноокрашенные, конидиеносцы свободные, не сросшиеся в коремии	
	<i>Stilbaceae</i> – конидиеносцы, сросшиеся в коремии	2 <i>Coremiales</i>
	<i>Tuberculariaceae</i> конидиеносцы расположены на поверхности ложа более или менее рыхлого строения	3 <i>Acervulales</i>
2 <i>Melanconiales</i>	<i>Melanconiaceae</i> – конидиеносцы расположены слоем на поверхности ложа более плотного псевдопаренхиматического характера	
3 <i>Sphaeropsidiales</i>	<i>Leptostromataceae</i> пикниды темные, приплюснутые щитовидные без отверстия или с щелевидным отверстием	4 <i>Pseudopycnidiales</i>
	<i>Excipulaceae</i> пикниды темные, при созревании блюдцевидные, широкооткрывающиеся	
	<i>Nectrioidaceae</i> – пикниды светлоокрашенные шаровидные	5 <i>Pycnidiales</i>
	<i>Sphaerioidaceae</i> – пикниды шаровидные темные	

Другой порядок Агономицеты – включает грибы, которые не образуют никаких спорониев или у которых споронии встречаются очень редко. В цикле развития имеются только грибица и склеротий. Такие грибы называют *стерильными мицелиями*, размножение – типично вегетативное.

Несовершенные грибы относящиеся к порядкам меланкониевых и сферопсидных грибов в некоторых системах классификации объединяются в группу целомитетов, противопоставляя ее гифомицетам. Термин “целомитеты” означает, что конидиальное спороние формируется внутри полости, образованной гифами гриба, тканями растения-хозяина либо комбинацией этих структур. Виды этих порядков образуют конидиомы типа ложа (ацервулы), пикниды, пикнидоподобные образования и строу, в которой расположены пикниды.

4.2. Морфологическое разнообразие уредином

Урединома морфологически организованная структура таллома ржавчинных грибов продуцирующая диконидии.

Грибы порядка *Uredinales* обладают резко выраженным плеоморфизмом и имеют несколько типов спорониев, в зависимости от стадии развития гриба [40]. Вегетативный мицелий этих грибов развивается в тканях питающего растения-хозяина. Гифы его бесцветны, с перегородками в тканях растения располагаются между клетками, образуя гаустории различного вида, проникающие в клетки.

Типы уредином нулевой стадии. Развитие ржавчинных грибов начинается весной с прорастания покоящейся споры - телеитоспоры – четырехклеточной базидией. На каждой клетке базидии образуется по одному отростку (стеригме) со спорой. У некоторых видов базидия образуется внутри телеитоспоры под защитой ее оболочки. Наружу выступают лишь стеригмы несущие базидиоспоры. Как и все базидиоспоры, они одноядерные, гаплоидные (рис. 30).

Спермагонии. Базидиоспоры, попадая на ткани растения хозяина прорастают и в тканях растения образуют спермагонии (пикниды, пикнии), которые располагаются на внешней поверхности листовой пластинки и после созревания начинают продуцировать пикноспоры или конидии. Последние

выходят из остиоля (верхушечного отверстия) пикниды вместе со сладковатой жидкостью и разносятся далее с помощью насекомых (рис 31) Это спороношение ржавчинных грибов и принято относить к нулевой стадии

Типы уредином первой стадии (эцидоспороношение) Две разноядерные гаплоидные пикноспоры прорастая дают два мицелия гифы которых, сливаясь между собой образуют

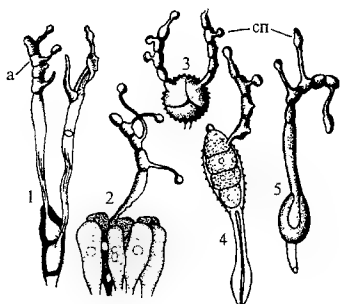


Рис. 30. Прорастание телеоспор у родов [25] 1 – *Puccinia* Pers.; 2 – *Melampsora* Cast.; 3 – *Triphragmium* Link., 4 – *Phragmidium* Link. 5 – *Uromyces* Link.; а – базидия сп – базидиоспоры

дикариотический мицелий Дальнейшее существование гриба проходит в дикариотическом состоянии завершая полный цикл развития. Кроме того два гаплоидных мицелия образующих две рядом расположенные пикниды, развиваются внутри тканей листа и под эпидермисом нижней поверхности последнего. В этом месте происходит слияние содержимого гиф этих мицелиев с образованием дикариотического мицелия, причем гаплоидный мицелий продолжает параллельно развиваться, формируя стенки своеобразного плодового тела эцидия Дикариотический мицелий на доньшке эцидия формирует сперва более или менее плотное ложе, на котором в дальнейшем располагаются спорогенные гифы, отчленяющие, наподобие конидиеносцев, эцидоспоры Эцидии имеют чашечковидную цилиндрическую почти шаровидную или сумкообразную форму Все разнообразие уредином типа эцидий

можно распределить по четырем видам цеома собственно эцидий, *Roestelia* гип (ростелий), *Peridermium* тип

Цеома представляет собой мицелиальное сплетение или ложе (мицелиальную подушечку), на котором располагаются слой спорогенных клеток и отчленяемых от них одноклеточных эцидоспор. Защитные структуры заменены эпидермисом и тканью растения хозяина или по периферии ложа формируется слой крупных толстостенных стерильных клеток-парафиз (рис 32-1; 33)

Эцидий собственно эцидий представляет собой вначале закрытое перидием чашевидное шаровидное образование под эпидермисом нижней части листовой пластинки а затем эпидермис и перидий под напором созревших спор разрываются, освобождая теперь уже открытую от перидия и эпидермиса чашу эцидия (рис 32 2).

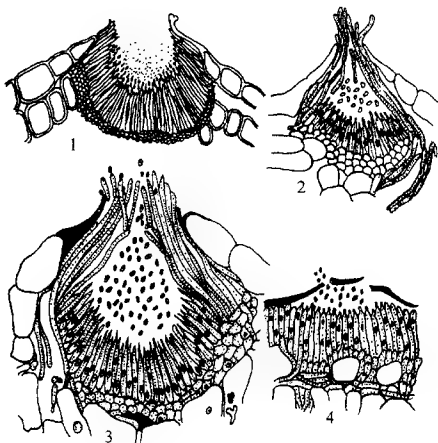


Рис. 31. Различные типы спермогоний: 1 *Melampsora galanthi-fragilis* Kleb. (по Фрагозо); 2 *Gymnosporangium clavariaeforme* (Jacq.) DC. (по Блекман); 3 – *Puccinia triticina* Erikss. (по Сэвудеску); 4 *Phragmidium violaceum* (Schultz) Wint. (по Блекман) (цит. по. [25])

Ростелии формируется также под эпидермисом листовой пластинки. По форме напоминает заостренный столбик, кисть. Через эпидермис такой эцидий прорывается, сохраняя целостность перидия. Затем свободная часть перидия или полностью растрескивается, образуя вокруг ложа открытый венчик или растрескивается только боковая поверхность перидия, освобождая в образуемые полости эцидиоспоры (рис. 34).

Peridermium-тип имеет более мощное, широкое ложе в отличие от *Roestelia*-типа, также покрытое перидием, который сохраняет свою целостность при прорывании эпидермиса. Перидий разрывается в разных направлениях, открывая эцидий (рис. 32-4).

Типы уредином второй стадии уредоспороношения. Созревшие эцидиоспоры разносятся потоками воздуха и, попадая на поверхность тканей растения-хозяина, прорастают, образуя под эпидермисом урединому типа ложе. По времени уредоспороношение летнее. На ложе формируется палисадно расположенный слой уредоспор, называемый уредокучкой. Уредоспоры всегда одноклеточные эллиптические, шаровидные, яйцевидные и образуются по одной на короткой, большей частью ломкой ножке. У некоторых групп ржавчинных грибов ножки уредоспор незаметны. Этот признак используется в систематике группы. В уредоложах многих видов присутствуют паразиты – головчатые булавовидные. Уредоспоры могут образовываться цепочками, напоминая эцидиоспоры.

Обычно они прорастают сразу после созревания и нередко производят несколько поколений (рис. 35).

Наряду с преобладающими типами уредином – уредокучками ложами – уредоспороношение может происходить в уредопустулах плоских, распростертых ложах, прикрытых в начале развития эпидермисом (рис. 36).

Типы уредином третьей стадии – телеитоспороношения.

Ближе к осени в уредокучках наряду с уредоспорами образуются телеитоспоры, а затем преимущественно телеитоспоры. У ржавчинных грибов они являются покоящимися, зимующими структурами. Телеитоспороношение подобно в подавляющем большинстве урединомам предыдущей стадии. Это нашло отражение в названии телеитокучка, телеитоложе, телеитопустула. Однако в некоторых примитивно устроенных ржавчинных грибах телеитоспоры могут располагаться одна над другой – цепочками, быть объединенными в столбики, далеко возвышающиеся над поверхностью листовой пластинки (рис. 37). Различить телеито и уредоспороношения можно по нескольким признакам, в том числе – по времени спороношения и строению спор (см. гл. 3).

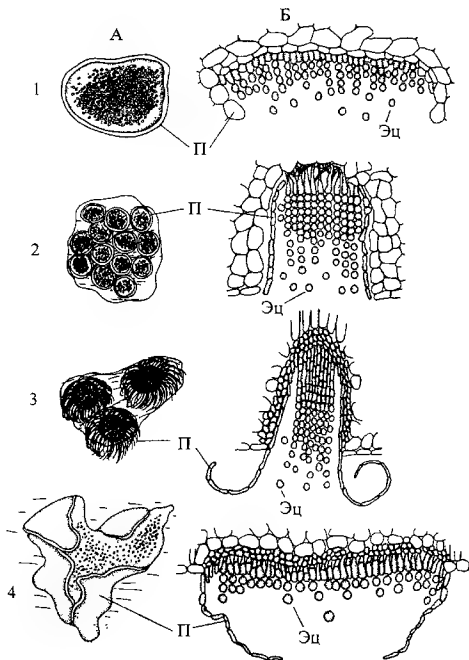


Рис. 32. Разнообразие уредином типа эцидий [55]: 1 – цеома, 2 – эцидий, 3 – *Roestelia*-тип; 4 – *Peridermium*-тип; А – общий вид уредином; Б – разрез уредином; П – перидий; Эц – эцидиоспоры

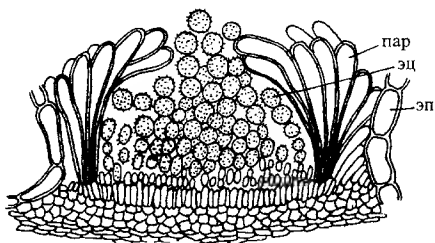


Рис 33. Цеома у *Phragmidium rubi-idaei* (Pers.) Karst. эп – эпидермис пар – парафизы эц – эцидиоспоры (по Прилье) (цит по: [25])

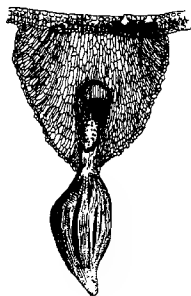


Рис 34. Эцидии типа *Roestelia*, образуемые *Gymnosporangium sabinae* на листьях груши [61]

Телейтоспоры весной прорастают базидией с образованием базидиеспор, и цикл развития ржавчинных грибов вновь повторяется.

Развитие ржавчинных грибов, как и всех других групп грибов шло по пути увеличения мощности спороношения. Это успешно достигается созданием плодовых тел – пикнид, эцидий, уредо- и телейтокучек многократной генерацией уредоспор до 8–10 раз за вегетационный период. Смена типов спороношений от пикнид к эцидиям затем к упрощенным уредокучкам с укороченным временем созревания уредоспор по сравнению с эцидиоспорами делает ржавчинные грибы устойчивым компонентом грибных группировок в различных типах растительности. Кроме того, цикл развития ржавчинных грибов может идти у некоторых групп, минуя эцидиоспороношение. У одних видов ржавчинных грибов весь цикл развития проходит на одном растении-хозяине. Такие виды называются однохозяйственными или однодомными. У других в цикле развития происходит смена питающего растения-хозяина. Эти виды являются разнохозяйственными или двудомными.

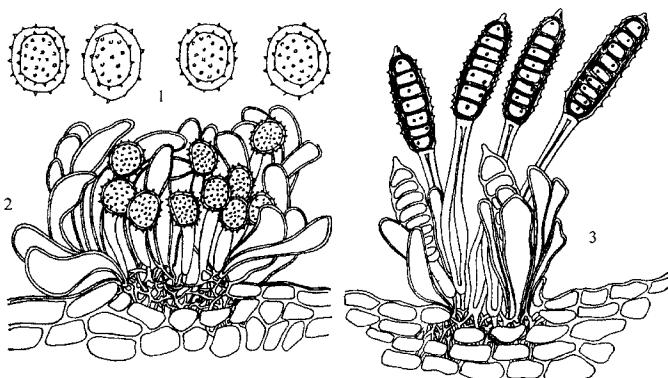


Рис. 35. Фрагмидиум (*Phragmidium rubi-idaei*) на малине [34] 1 – уредоспоры 2 – уредоспороношение 3 – телейтоспоры

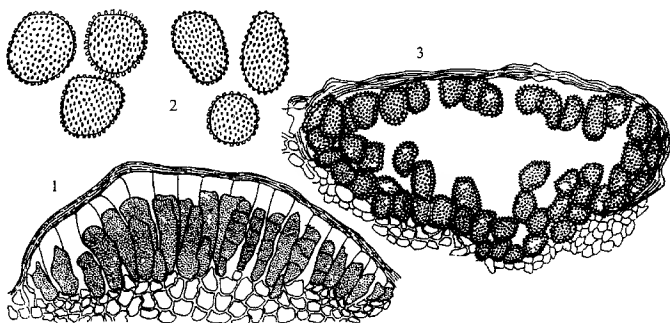


Рис. 36. Колеоспориум (*Coleosporium campanulae*) на колокольчике [34] 1 - телейтоспоры 2 - уредоспоры; 3 - уредопустула

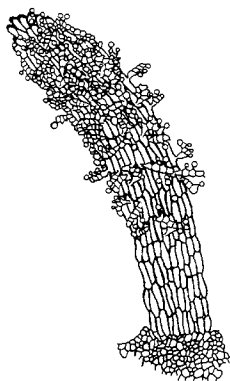


Рис. 37. Телейтофороношение *Cronartium ribicola*: столбик телейтоспор с проросшими базидиями [34]

Глава 5 ЗИГОМА

Эволюция грибовных организмов всех филогенетических групп грибов – тупиковых и процветающих шла по пути выработки приспособлений, способствующих увеличению спороношения. У одних групп, таких, как мукоровые (порядок *Mucorales* класс *Zygomycetes*) спороносные структуры остались зависимыми от микроскопических размеров одноклеточного таллома или таллома с примитивными перегородками. Несмотря на это, и они сумели достичь вершины бесполого размножения грибов – конидиеспороношения преобразовав для этого спорангионосец в конидиеносец. Никаких дополнительных структурных образований для бесполого размножения кроме разветвленного спорангиеносца, а затем разветвленного конидиеносца, зигомицетные грибы не выработали. Однако у высокоорганизованных групп зигомицетов наблюдается образование примитивных плодовых тел защищающих половую спору – зиготу. Это клейстотеций – замкнутое плодовое тело наружные слои которого сложены кутинизированными толстостенными клетками, образующими перидий.

Именно в факте образования клейстотеция у этих примитивных грибов следует искать истоки великой эволюции талломов. Произошла дифференциация таллома или мицелия на две специализированные части – субстратный мицелий и мицелий плодовых тел. Центром образования плодового тела и дифференциации мицелия стала спора полового происхождения зигоспора, зигста. Вокруг нее стали формироваться морфологические структуры образовавшие плодовые тела типа клейстотеций или зигомы типа клейстотеций.

5.1 Морфологическое разнообразие зигом

Половой процесс у грибов класса *Zygomycetes* – гаметангиогамия или зигогамия. При этом происходит соединение (конъюгация) двух специализированных клеток – гаметангиев одного или разных талломов и образование зигоспоры. Происходит это следующим образом. На двух мицелиях разного полового знака

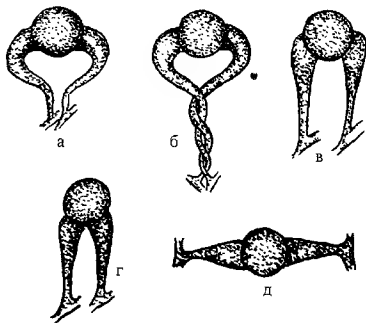


Рис. 38. Типы копулирующих отростков: а – клешневидно изогнутый; б – клешневидно-изогнутый вверх и спирально закрученный внизу; в – г – параллельнолежащий; д – противолежащий; а, б, в, д – зигоспора, образованная между копулирующими отростками; г – зигоспора, образованная в виде выроста над местом соединения копулирующих отростков [32]

гладкой. У других в частности у отдельных родов порядка *Mucorales* стенка снабжена длинными нитевидными или шиповидными выростами – придатками. Перегнетаясь между собой, они образуют рыхлые покровы зигоспоры, или перидий. Этот покров может быть войлочным тогда в образовании его принимают участие и ответвления вегетативных гиф. Причем придатки бывают изогнутыми или

или на одном мицелии образуются выросты, или *отроги* (*зифоры*, *суспензоры*, *приаметангии*) которые отделены от основного мицелия перегородкой. Затем оболочка в верхушке отрогов, в месте соединения двух отрогов, растворяется и содержимое двух гаметангиев сливается в образовавшейся при этом крупной клетке. Последняя увеличивается в размерах, приобретает толстую оболочку и превращается в зигоспору. На этом развитие зигоспоры заканчивается. Далее прорастание зигоспоры у всех зигомицетов однотипно: образование спорангия. Гораздо больший интерес в эволюционном плане имеют прилегающие к зигоспоре клетки отроги. Стенки их начинают выпячиваться образуя выросты. Форма отрогов и расположение их по отношению друг к другу – важный систематический признак в пределах класса на всех систематических уровнях (рис. 38). С формой отрогов связано изменение их поверхности. У каких-то видов из более примитивных групп она может быть

прямыми, возникают одной или двумя мутовками на одном либо на обоих отрогах и могут быть топастными (рис 39) Разросшиеся придатки начинают выполнять защитную функцию прикрывая зигоспору

Более развита защитная оболочка у зигомикетных грибов порядка эндогоновых (*Endogonales*) Перидий плодовых тел этих грибов представляет собой плотное сплетение гиф несептированного мицелия Внутри этого сплетения находятся многоспоровые спорангии зигоспоры и хламидоспоры или хламидоконидии. Сложившиеся названия такого образования – спорокарп, клейстотеций и менее употребляемое – зигома Его поверхностные гифы имеют утолщенные стенки и выполняют по существу роль перидия.

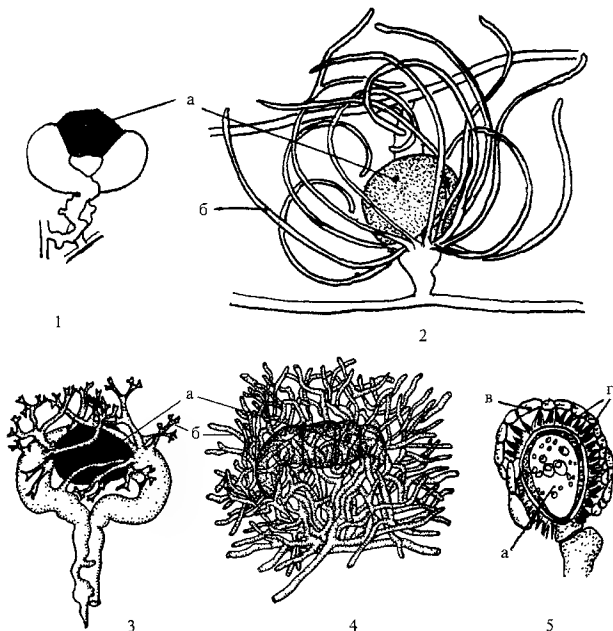


Рис. 39 Развитие защищающих зиготу морфологических структур у зигомикетов (*Zygomycetes*) (2, 3, 4 [55]; 5 – [34]): 1 – *Pilaira*, 2 – *Absidia*; 3 – *Phycomyces*; 4 – *Mortierella*; 5 – *Endogone*; а – зигота; б – отроги (придатки, суспензоры, прогаметангии), в – перидий; г – многослойная оболочка зиготы

Глава 6 АСКОМА

Аскома – то же, что и аскокарп, карпофор плодовое тело сумчатых грибов – специализированное талломное образование из функционально дифференцированных тканей несущее сумки

Сумка, аска – спорогенная клетка или орган, в котором завершается половой процесс и образуются эндогенно аскоспоры

6.1 Тайна рождения аскомы

Тайна рождения аскомы связана в первую очередь с половым процессом и сопровождающей его сменой плоидности гиф мицелия из которого формируются после полового процесса аскогенные клетки сумки и сопровождающие их структуры аском. Рассмотрим схему формирования морфологических структур аскомы зуаскомицетов (*Euascomycetidae*) по признаку плоидности слагающих аскому гиф. Этот подкласс объединяет наиболее высокоорганизованные формы из числа аскомицетов. Для образования аскомы необходимы два первичных галлоидных мицелия разного полового знака. Такие мицелии дают проросшие споры. Их разрастающиеся гифы образуют субстратный или надсубстратный мицелий, на котором или внутри которого в свою очередь, формируются центры будущих аском, или карпоцентры. В них расположены половые клетки аскомицетов и протекает половой процесс типа гаметангиогамия. Он хорошо изучен у грибов рода *Pyronema* порядка пенициевых (*Pezizales*). Описание этого процесса в качестве классического примера приводится обычно в учебной литературе (рис 40)

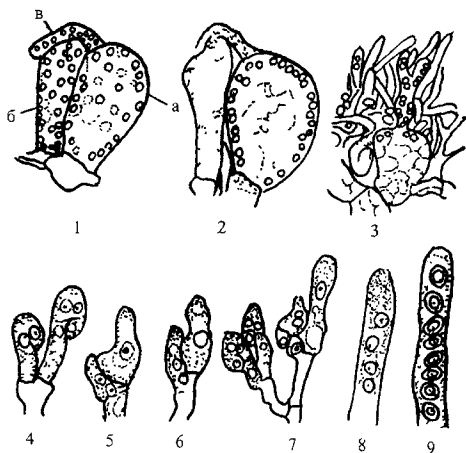


Рис. 40. Половой процесс у *Pyronema omphalodes* [51] 1 - аскогон (а); антеридий (б); трихогина (в), 2 - плазмогамия, образование дикарионов; 3 - формирование аскогенных гиф; 4 - стадия крючка, распределение ядер и отделение перегородкой верхней дикариотической клетки; 5 - зигота 6 7 8 - молодые сумки 9 - сумка с восемью аскоспорами

Половые органы пиронемовых грибов устроены довольно сложно. Женский половой орган аскогон имеет вид массивной клетки расположенной на ножке состоящей из одной двух, реже из нескольких клеток. Они принимают участие в половом процессе. На вершине аскогона располагается еще

одна небольшая, нитевидной формы клетка *трихогина* (греч. трихос – волос). Все эти названные клетки – аскогон, трихогин, клетки ножки образуют *архикарп*.

На том же мицелии или на другом по соседству с архикарпом развивается мужская клетка – мужской орган *антеридий*. Во всех трех главных клетках участниках полового процесса, – аскогоне, трихогине и антеридии – происходит митотическое деление ядер, и клетки становятся многоядерными. Антеридий достигает до трихогины, от которой к тому времени осталась одна оболочка, переливает в нее свое содержимое. Вслед за этим перегородка отделяющая трихогину от аскогона частично растворяется, и содержимое ее проникает в аскогон. В аскогоне после этого происходит первый этап полового процесса – плазмогамия, т.е. слияние плазмы. Мужские и женские ядра попарно распределяются по периметру аскогона и образуют дикарионы – два сближенных разнополюсных или разнознаковых ядра, но не слившихся воедино. Затем начинается параллельное деление ядер с образованием новых дикарионов. После этого в оболочке аскогона образуются выросты, в которые переходят по дикариону. Затем образуется септа (перегородка), отделяющая дикарион и часть плазмы от аскогона. Стенки аскогона продолжают выпячиваться, образуя нити дикариотических гиф. В клетках, расположенных ближе к аскогону, может находиться несколько дикарионов. Дальняя от аскогона, конечная клетка всегда содержит один дикарион. Из этих верхушечных клеток развиваются сумки, или аски, а гифы, рождающиеся аску, называются аскогенными. Развитие сумки происходит следующим образом. Самая молодая конечная аскогенная гифа содержит один дикарион. Перед последним делением дикариона конец аскогенной гифы своеобразно загибается в виде крючка. Верхний конец аскогенной гифы направляется книзу. Два ядра, лежащие рядом, одновременно делятся, получается четыре ядра, располагающихся определенным образом. На месте перегиба крючка находятся два молодых ядра разного полового знака. Третье ядро перешло к основанию клетки, четвертое ядро отошло в загнувшийся конец крючка. Вслед за таким распределением ядер происходит образование двух перегородок. Одна перегородка образуется у перегиба крючка, при этом отделяется самая верхняя часть гифы с одним ядром. Вторая перегородка отделяет основание аскогенной гифы. Получаются три клетки. На месте перегиба крючка выделяется двухядерная клетка, в которой располагаются два молодых разнознаковых ядра, т.е. новый молодой дикарион. Кроме того обособляются еще две одноядерные клетки, в которых находятся разнознаковые ядра. Верхушечная клетка содержащая дикарион, вырастает в сумку. В этой сумке последовательно происходит кариогамия с образованием одного диплоидного ядра, затем мейоз и митоз. Последний у сумчатых грибов происходит чаще всего два раза с образованием восьми гаплоидных спор и редко более двух раз. Наличие в плодовых телах сумчатых грибов двух различных по плоидности гиф – характерный признак класса (рис. 41).

Мюллер и Лёффлер [33] приводят кроме гаметансигамии еще несколько форм дикариотизации мицелия у аскомитетов (табл.6).

Характерные черты полового процесса и значение его для сумчатых грибов

1 Независимо от форм дикариотизации оба этапа полового процесса (плазмогамия и кариогамия) отделены друг от друга во времени и месте. Между ними лежат много новых генераций аскогенных гиф и длительная дикариотическая фаза.

2. В формировании аском участвуют два типа гиф – гаплоидные и дикариотические. Содержимое старых клеток вегетативных и генеративных гиф используется для формирования аскогенных гиф.

3 Благодаря наличию стадии крючка (пряжки) в период образования сумок на ограниченном пространстве среди вегетативного мицелия может развиваться большое количество сумок. Это несомненно отразилось на развитии аском, например дискосмицетов, у которых таким образом сформировался мощный гимениальный слой.

4 Аскогенные гифы принимают участие в формировании гимениального слоя. Все остальные структуры аскомы сложены вегетативным гаплоидным мицелием. Из него же разными путями образуются специализированные гифы, такие, как млечные или гифы, выполняющие механическую нагрузку с утолщенными зачастую окрашенными стенками, быстро теряющими плазменное содержимое. Это, например, щетинки на внешней поверхности плодовых тел или клетки перидия. Со времени возникновения генеративные гифы мало изменили свой облик и назначение. Другое дело – вегетативные гифы. Именно наличие такого пластичного материала, как вегетативные гифы способствовало вначале образованию мицелиальной массы на поверхности субстрата, а затем дифференциации ее на грибные ткани, пронизанные специализированными механическими гифами или без них. Этот путь привел в итоге к формированию настоящих плодовых тел.

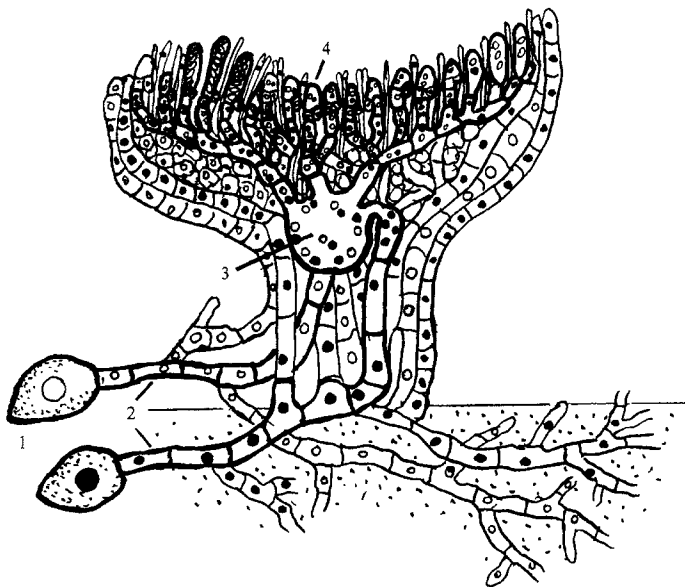


Рис. 41. Распределение гиф по плоидности в плодовом теле оперкулятного дискомицета (ориг.): 1 – две разнополюсы споры; 2 – первичный мицелий в аскеме и субстрате; 3 – центры формирования аскогенных (дикариотических) гиф и мицелия после образования антеридия и аскогона и их плазмогамии, 4 – сумки и гимениальный слой, сложенный гаплоидными гифами – парафизами и аскогенными гифами формирующими сумки

Таблица 6

Формы дикариотизации у аскомицетов [33]

Оплодотворение	Женский орган	Мужской орган
<i>Перекрестное или самооплодотворение</i>		
а) Гаметангиогамия	Аскогон с трихогиной или без нее	Антеридий
б) Дейтерогамия	Аскогон с трихогиной	Антеридия нет, вместо него клетки гиф, конидии или спермации
в) Соматогамия	Аскогона нет, вместо него клетки гиф аскоспоры конидии или почкующиеся клетки	Антеридия нет, вместо него клетки гиф аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки
<i>Замена полового процесса</i>		
г) Партеногамия	Самооплодотворение внутри аскогона	Антеридия и замены ему нет
д) Апомиксис	Аскогон может встречаться как морфологический реликт, но функционально он не имеет значения	Антеридия и половой реакции нет развитие в гаплофазе

6.2 Классификация сумчатых грибов по строению сумки

Самым характерным признаком сумчатых грибов является их репродуктивный орган – сумка в которой получают развитие первичные репродуктивные структуры – аскоспоры. Наличие сумки – главный признак, по которому устанавливается классовая принадлежность грибов. На особенностях строения сумки строится классификация сумчатых грибов.

Развитие сумок. Установлено несколько способов образования сумок: крючком, пряжкой, цепочкой, почкованием. Как пример, выше приведен способ образования сумок крючком для *Pyrrenopeziza ophthalmodes*.

В строении сумок различают несколько характеристик: форма сумки, строение стенки и апикального аппарата, количество и строение спор.

Форма сумок. От шаровидной или овальной, затем булавовидной и цилиндрической с ясно выраженной ножкой отражает основную эволюционную линию развития аска от примитивных форм к аскам с развитым гимениальным слоем. При этом исходят из того, что на ограниченной площади гимениального слоя можно разместить большее количество узкоцилиндрических сумок, нежели широкоовальных или булавовидных. Следовательно, виды, имеющие цилиндрические сумки, наиболее продвинуты в эволюционном плане (рис. 42).

В то же время развитие и эволюция сумок шла по пути совершенствования стенки сумки и также выработки механизма освобождения спор. Чем дальше будут отброшены споры, тем больше возможности для расселения вида на новые субстраты. Поэтому у грибов в сумках сформировался специальный апикальный аппарат, отвечающий за активное распространение спор. Эти признаки – устройство стенки сумки и апикального аппарата широко используются в классификации аскомицетов.

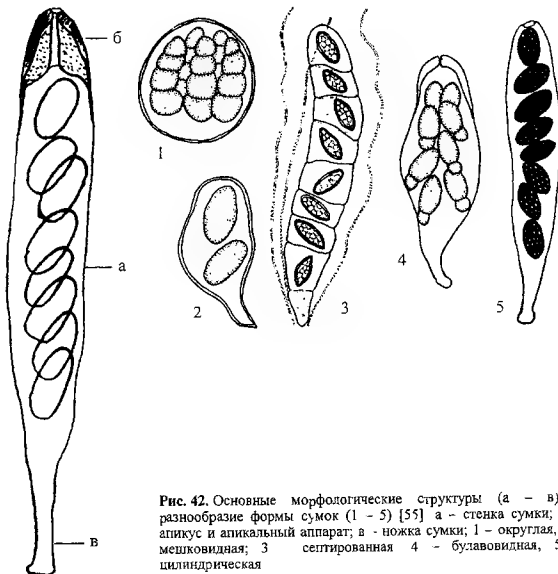


Рис. 42. Основные морфологические структуры (а – в) и разнообразие формы сумок (1 – 5) [55]. а – стенка сумки; б – апикус и апикальный аппарат; в – ножка сумки; 1 – округлая, 2 – мешковидная; 3 – септированная, 4 – булавовидная, 5 – цилиндрическая.

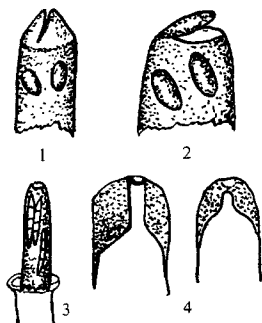


Рис. 43. Упрощенная схема строения апикального аппарата унитарных (1 2 4) и битунчатных (3) сумок: 1 – двугубый апекс открывается шелью; 2 – оперкулярный, отверстие в апексе открывается крышечкой; 3 – поровый апикальный аппарат эндосумок (битунчатные сумки); 4 – апикальный аппарат крацисумок в виде канальца

при делении на крупные систематические группы на уровне подкласса и порядков.

Стенка сумок По строению стенки сумки аскомицеты подразделяются на три группы. прототунчатные, битунчатные и унитарные. Если брать во внимание, кроме признака строения стенки сумки и другие признаки по степени продвинутой в эволюционном плане, то первое место принадлежит унитарным грибам. Самые примитивные – виды с прототунчатыми сумками

Оболочка сумок остается до конца созревания спор. Однако у некоторых групп пиреномицетов локулоаскомицетов и трюфельных грибов она ослизняется и расплывается. В плодовых телах типа перитеции (пиреномицеты) после ослиzenia сумок споры освобождаются пассивно, выходя из плодового тела вместе со слизью. Это происходит точно так же как выходят конидиоспоры из пикнид. Зачастую не во всех сумках происходит мейоз. В этом случае часть таких сумок ослизняется и содержимое используется грибом как дополнительный богатый белками и углеводами материал для формирования других сумок. Две группы грибов пиреномицеты и локулоаскомицеты близки филогенетически [10]. Близки и зачастую перекрещиваются экологические ниши грибов. Они могут обитать на одних и тех же субстратах и внешне повреждения, вызываемые этими грибами близки по облику. Многие роды

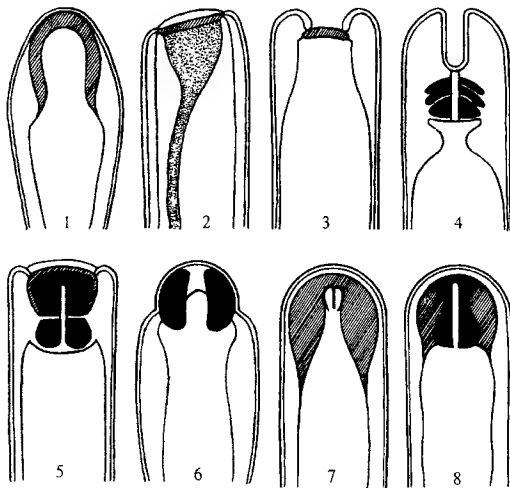


Рис. 44. Строение апикального аппарата сумок некоторых систематических групп грибов класса *Ascomycetes* [61]
1 – подкласс *Loculoascomycetidae* (*Uncinula*);
2, 5 – группа порядков Дискомицеты (*Humaria*, *Microglossum*);
3, 4, 6 – группа порядков Пиреномицеты (*Sordaria*, *Camarium*, *Cordiceps*).
Условные обозначения: апикальная подушка заштрихована, апикальное кольцо и канал – черные, выводная воронка пунктирована.
Типы сумок: 3 4 5 6 унитарные; 2 – битунчатные; 1 – оперкулярные; 7 8 – битунчатные

пиреномицетов содержат смесь битуникатных и унитуникатных форм сумок. Например некоторые представители меланоспоровых грибов (*Melanosporaceae*) порядка *Sordariales* имеют сумки с двумя слоями оболочек. Наружный слой заметен лишь у молодых сумок. У зрелых он становится тонким, зернисто-фибрилярным и даже прозрачным. Внешняя и внутренняя оболочка таких сумок отличается по химическому составу [34].

Апикальный аппарат сумки. Не менее важное значение имеет строение апикального верхушечного аппарата сумок, особенно у видов с цилиндрической или близкой ей по форме. Эта часть сумки важна для активного распространения спор. Для этого у грибов выработался специально устроенный аппарат, расположенный в апиксе сумки (рис. 43-44). Он может выглядеть в более простом случае как утолщение в виде кольца с порой, которая открывается, когда освобождающаяся спора упрется в нее и силой осмотического давления возникшего в сумке в этот момент, выталкивается из нее. Утолщение в апиксе сумки может быть не только в виде кольца, но и занимать значительное пространство апикса (крассисумки). Отверстие, или пора, становится похожей на канал. Более сложно устроенный аппарат, который работает на выталкивание спор из сумки, располагается под порой.

Кроме того апикальный аппарат или отдельные его части могут быть хитинойной (окрашивающиеся в красное конго) или амилоидной (окрашивающиеся йодом в голубое) природы. Первый характерен для представителей семейства *Nectriaceae*, например для *Nectria cinnabarina*, распространенного вида, который обычно используется в качестве объекта изучения. Второй характерен для видов семейства *Xylariaceae*. Виды этого семейства - *Daldinia concentrica* и *Hypoxyton multifforme* также часто используются в качестве объекта при изучении грибов.

6.3 Классификация сумчатых грибов по строению аскам

Особенности строения сумок, плодовых тел и способы их образования используются при выделении систематических групп разных таксонов.

Подкласс Голосумчатые грибы или Гемiasкомицеты (*Hemiascomycetidae*). Плодовые тела отсутствуют. Сумки образуются непосредственно на мицелии прототуникатные у всех групп, кроме видов тафриновых грибов (*Taphrinales*).

Подкласс Эуаскомицеты (*Euascomycetidae*). Сумки образуются в клеистотециях перитециях или апотециях. Сумки прототуникатные или унитуникатные.

Подкласс Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*). Сумки образуются в аскотромах битуникатные.

Подкласс Лабубениомицеты (*Laboulbeniomycetidae*). Вегетативное тело тканевого строения. Половой процесс - сперматизация. Сумки прототуникатные, образуются в перитециях.

Ниже приведены ключи для определения подклассов, групп порядков и порядков сумчатых грибов (табл. 7, 8, 9). Объем этих групп соответствует в основном содержанию тактовых в книге "Мир растений" [34]. В современной классификации голосумчатые грибы отнесены к дрожжевым организмам и выделены в отдельный класс *Endomycetes* [33]. В цикле развития их одноклеточных представителей присутствует размножение путем почкования. Кроме того, виды, имеющие мицелиальное строение отличаются от собственно аскомицетов (*Ascomycetes*) строением септ (перегородок), которые бывают прободены микропорами, имеют простые поры, или долипоры, но без парентосомного колпачка характерного для базидиомицетов (см. рис. 5). Клеточные стенки эндомицетов маннано-глюканового типа.

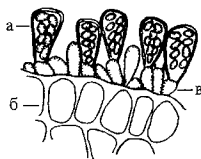


Рис. 45. Расположение сумок видов *Taphrinales* на ткани растения-хозяина [55]: а - сумки, б - клетки растения-хозяина, в - подстилающие сумки клетки-ножки

Резко отличаются не только от эндомицетов, но и от других групп сумчатых грибов Тафриновые (*Taphrinales*), хотя в большинстве руководств они отнесены к ним как не имеющие плодовых тел в цикле развития. Эта группа, возможно, в филогенетическом отношении, является связывающим звеном двух классов грибов базидиальных и сумчатых. В цикле развития их присутствуют длительные дикариотическая и диплоидная стадии существования вегетативного мицелия, что характерно не для сумчатых грибов, а для базидиальных. На сравнительно мощно развитом мицелии, между клетками эпидермиса и кутикулой растения-хозяина, образуются сумки. Ко времени созревания спор эпидермис и кутикула под действием гиф прорываются, освобождая сумки, расположенные довольно плотным слоем на вегетативных гифах, в результате чего сумки оказываются на поверхности пластинки. Расположение сумок столь скученное, что

напоминает гимениальный слой Сумки цилиндрической или булавовидной формы расположены на базальных клетках. В сумках формируется восемь аскоспор Освобождение спор активное (рис 45) Грибы вызывают деформацию тканей растений

Таблица 7

Ключ для определения подклассов сумчатых грибов [55]

- A. Сумки одиночные или слоем непосредственно на мицелии, аскогенные гифы отсутствуют, аскокарпы (аскомы) не образуются..... *Hemiascomycetidae*
 AA Сумки находятся в аскокарпах (аскомах); как правило, аскогенные гифы присутствуют
 В Сумки типично унитарные; если битунитарные, тогда находятся внутри плодового тела.
 Аскокарпы разного типа *Euascomycetidae*
 BB. Сумки битунитарные Аскокарпы в аскостроме..... *Loculoascomycetidae*

Таблица 8

Ключ для определения порядков подкласса *Euascomycetidae* [55]

- A Сапротрофы или паразиты на растениях или животных, мицелий достаточно обильный, хорошо развит
 В Сумки внутри аскокарпа расположены беспорядочно или сгруппированы вместе..... *Plectomyceten*
 С. Аскокарпы заключены в строму
 D Аскокарпы без устья *Eurotiales*
 DD. Аскокарпы с устьем *Microascales*
 CC Аскокарпы с ножкой *Onygenales*
 BB. Сумки в основании погруженной в строму аскомы или на внешней стороне ее образуют гимениальный слой; типичный устойчивый признак иногда остающийся незамеченным
 E. Аскокарпы закрытые; в большинстве случаев снабжены устьем *Pyrenomyceten* (группа порядков Пиреномицеты)
 F Аскокарпы одиночные, стенки перидия не соприкасаются с другими аскокарпами
 G Мицелий преимущественно поверхностный
 H Мицелий белый; аски в клейстотетиях *Erysiphales*
 HH. Мицелий темный; аскокарпы с устьями (остиолями) *Meliolales (Capnodiales)*
 GG Мицелий, преимущественно погруженный в субстрат
 I. Сумки при созревании исчезают *Chaetomiales (Sordariales)*
 II Сумки устойчивые
 J Аскоспоры нитчатые, вытянутые *Clavicipitales*
 JJ. Аскоспоры не вытянутые иногда хвостовидные или игловидные
 K Аскокарпы и строма, темноокрашенные пленчатые кожистые или углстые
 L Основания сумок не погружены в желатинообразную массу сумки созревая вытягиваются, внедряясь в горлышко перитеция не возвышаясь над ним. После освобождения спор оболочка сумки спадает Ее место занимает другая сумка..... *Sphaeriales (Sordariales)*
 LL. Основания сумок погружены в желатинообразную массу Остатки сумок и споры освобождаются вместе со слизью через устье перитеция *Diaporthales*
 KK. Аскокарпы и строма, если присутствуют, ярко окрашены, мягкие, мясистые или восковидные..... *Hypocreales*
 FF Сумки в аскостромах
 M. Аскокарпы с устьями Устье воронковидное *Coryneliales (Caliciales)*

ММ	Аскокарпы неправильной формы в средней части открывается одно устье или устье не воронковидное.....	<i>Coronophorales</i>
ЕЕ.	Аскокарпы открытые типа апотетий или его модернизированной формы	Группа порядков Дискомицеты – <i>Discomycetes</i>
N	Аскокарпы наземные	
О	Сумки иноперкулятные	
Р	Аскоспоры нитевидные, игловидные	<i>Ostropales (Hypocreales)</i>
РР.	Аскоспоры не такие, лишь иногда нитевидной формы.....	<i>Helotiales</i>
ОО.	Сумки оперкулятные или субоперкулятные.....	<i>Pezizales</i>
NN	Аскокарпы подземные.....	<i>Tuberales</i>
АА	Специализированные эктопаразиты животных и насекомых или паукообразных. Мицелий поражает обычно несколько клеток, иногда лишь внедряется более обширно	<i>Laboulbeniomycetidae</i> <i>Laboulbeniales</i>

Таблица 9

Ключ для определения порядков подкласса *Loculoascomycetidae* [55]

А	Локулы (камеры) содержат одну сумку, аскоспоры различной величины	<i>Myriangiales</i>
АА	В локулах находится несколько сумок; локулы расположены близ базального слоя	
В.	Строма распростертая, выпуклая	<i>Microthyriales (Capnoidiales)</i>
ВВ.	Строма не плоская	
С	Строма лодковидной, стручковидной формы, растрескивается продольной щелью	<i>Hysteriales</i>
СС	Строма иной формы	
Д	Псевдопарафизы присутствуют	<i>Pleosporales</i>
ДД	Псевдопарафизы отсутствуют	<i>Dothideales</i>

В табл. 10 приведена иная чем рассмотренные выше системы сумчатых грибов (табл. 4 7 8, 9). Она включает пиреномицеты, аскомицеты, локулоаскомицеты, всего 12 порядков. Для их выделения используются те же характерные особенности строения аска, что и в других системах.

Таблица 10

Ключ для определения порядков *Ascomycotina* [36]

1	Сумки битуникатные	2
	Сумки унитуникатные	4
2.	Аскокарпы клейстотециоидные, на белом мицелии, покрывающем живые листья и стебли растений паразитирующая ткань отсутствует	<i>Erysiphales</i> – Эризифовые
–	Признаки иные	3
3	Аскокарпы апотециоидные, сумки в гимениальном слое, с паразитоидными, образующими эпитеций.....	<i>Lecanidiales</i> – Леканидиальные
–	Аскокарпы перитециоидные, паразитоиды имеются или отсутствуют.....	<i>Dothidiales</i> – Дотидеальные
4	Аскокарпы апотециоидные	5
	Аскокарпы перитециоидные.....	7
6	Сумки оперкулятные	<i>Pezizales</i> – Пецидиевые
	Сумки неоперкулятные.....	6
6	Апотеции типично дисковидные	<i>Helotiales</i> – Гелотиевые
–	Апотеции удлинненно-вытянутые, почти закрытые, открываются продольной щелью	<i>Rhytismatales</i> – Ритизматальные
7	Парафизы имеются	8
	Парафизы отсутствуют.....	9
8	Перитеции обычно погружены в хорошо развитые стромы вальсоеидного или диатрипоидного типа, с удлинненными цесками; сумки в пучке; аскоспоры аллантоидные	<i>Diatrypales</i> – Диатриповые

Перитеции одиночные или погружены в стромы различного строения; сумки в гимении; аскостромы различного строения	<i>Sphaeriales</i> – Сферальные
9. Сумки в гимении, с рано ослизняющимися ножками и свободно располагающимися в перитеции	<i>Diaporthales</i> – Диапортовые
– Сумки в пучке	10
10. Перитеции одиночные, более или менее поверхностные; аскоспоры обычно одноклеточные, часто окрашенные и окруженные слизистым чехлом, преимущественно сапротрофы на почве и на помёте животных	<i>Sordariales</i> – Сордариевые
– Признаки иные	11
11. Перитеции чаще всего погружены в хорошо развитые, ярко окрашенные стромы различного строения, сумки с толстым апикальным колпачком на верхушке; аскоспоры обычно нитевидные; преимущественно паразиты насекомых, иногда на грибах или сосудистых растениях	<i>Clavicipitales</i> – Клавипитальные
– Перитеции одиночные или на субикулуме либо в стромах различной формы и окраски; сумки с апикальным кольцом; аскоспоры различного строения; преимущественно на сосудистых растениях иногда на грибах	<i>Hypocreales</i> – Гипокреальные
	<i>Polystigmatales</i> – Полистигмальные

6.4 Основные структуры аском

В настоящее время понятие морфологические структуры аском включает следующее

А. Типы аском: клейстотетий, перитеций, апотетий, тириотетий псевдотетий гистеротетий мириотетий.

Б. Сопутствующие структуры воздушный мицелий мицелиальная подстилка субикулум строма, склеротий аскострома

В. Организующие структуры: центры образования плодовых тел или карпоцентры ответственные за формирование морфологических структур, особенно гимениального слоя. При определении систематических групп грибов учитываются все эти структуры, их выраженность развитие и размещение на них или внутри них спорогенных клеток и (или) гимениального слоя

6.5 Разнообразие аском типа клейстотеции

Клейстотеции (греч. клейстос – запертыи + греч. тека – футляр) – округлые полностью замкнутые плодовые тела, содержащие сумки, но никогда парафизы. Парафизы – характерный признак гимениального слоя высокоразвитых сумчатых грибов

Сферостиста Прообразом клейстотеции сумчатых грибов следует считать *споростисту* аскосферовых грибов (порядок *Ascosphaerales*, Плектомицеты), вызывающих микозы пчел и их гибель. Образуется споростиста после полового процесса из аскогона – самой большой клетки таллома. При этом трихогина аскогона колонирует с гифами (дейтерогами). После плазмогамии внутри нее к аскогону растет голая лишенная стенки дикариотический протопласт который ветвится внутри аскогона, образуя сумки [36]. Оболочка сумок ко времени созревания спор ослизняется, и комочки аскоспор после разрыва оболочки аскогона – споростисты оказываются освобожденными и легко прилипают к телу здоровых пчел (рис. 46)

Возврат к единой неклеточной оболочке (споростисте), вместившей сумок характерно и для другой группы грибов этого порядка (семейство *Monascaceae*). Вначале у представителей этого семейства образуются типичные клейстотеции с хорошо выраженным тонким перидием клеточного строения. Однако ко времени созревания спор и разрушения стенок сумок масса аскоспор оказывается одетой тонкой единой оболочкой. У других видов семейства перидий может состоять из рыхло переплетающихся гиф, но независимо от этого ко времени созревания спор после разрушения прототунчатых сумок, споры

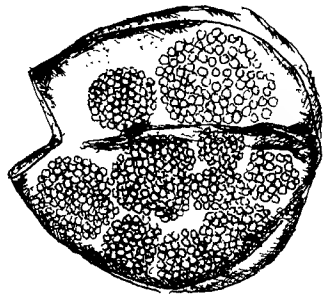


Рис. 46 Споростиста аскосферовых грибов (*Ascosphaera apis*) с комочками спор после разрушения стенок сумок [55]

оказываются одетыми единой оболочкой. На этом эволюционное развитие талломов этой группы грибов остановилось. Линия аскосферовых грибов оказалась тулпиковой. Об этом свидетельствуют узкая субстратная специализация и малочисленность видов, хотя урон от жизнедеятельности этих грибов значителен, особенно в пчеловодстве [34].

Плектотеций. Другой путь формирования клейстотеций тесно связан с образованием воздушного мицелия и увеличением за счет этого таллома. Формирование сумок шло под защитой этого мицелия среди мицелия. Одновременно с этим произошла концентрация сумок на аскотенных гифах пучками или веточками в определенных местах мицелия, рыхло переплетенные гифы которого послужили примитивной оболочкой или протоперидием вокруг сумок. Образовалось примитивное плодовое тело – прототеций или примитивный клейстотеций. Однако даже на этом уровне морфологическая структура перидия была усложнена. Стенки гиф, составляющие перидий, образовали выросты – придатки, наподабие тому как это происходило со стенками отрогов у зигомиецетов (см. рис. 39). Образованные придатки со временем приобрели не только утолщенные стенки, стали многоклеточными, когтисто разветвленными и окрашенными (рис. 47). Все это способствовало большей концентрации солнечной энергии и скореешему созреванию спор в сумках. Кроме того, переплетенный клубочек гиф перидия, внутри которого находится сумки с аскоспорами может быть каким-либо механическим способом, запелвившись крючковатыми придатками, перенесен на другие места на другой субстрат например насекомыми или животными.

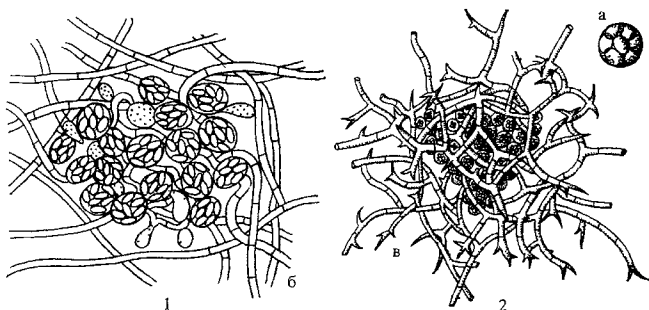


Рис. 47. Прототеций плектотеций (примитивные клейстотеций) видов из порядка *Eurotiales* (1) *Byssoschlamys nivea* и *Omygenales* (2) *Gymnoascus reessii* [34]: а – сумки со спорами б – вегетативные гифы; в – придатки

Примитивные клейстотеций. Формирование клейстотеция происходит одновременно с формированием аскогона. Прилегающие к нему гифы усиленно делятся или во всех направлениях делится одна гифальная вздувшаяся клетка. Часть вновь образовавшихся клеток формирует центр развития плодового тела, его центральную паренхиму – ложе, на котором или среди которого развиваются после полового процесса дикариотический мицелий и сумки. Другая, периферическая, часть формирует плотно прилегающий своими стенками друг к другу защитный слой клеток, или перидий. У более примитивных видов он однослойный и вначале неокрашенный. Сумки в таких клейстотециях расположены в беспорядке среди стерильных гиф, затем стенки сумок разрушаются и споры оказываются внутри клейстотеция. Далее получил развитие перидий как защитная структура. Стенки его клеток становятся толстыми и окрашенными. Вся структура приобретает жесткую склероцидную конструкцию с утолщенными стенками, защищающими длительное время споры внутри себя. Этот тип плодового тела характерен для грибов группы порядков Плектомицеты в частности для Эуроциевых (рис. 48). Прототеций и клейстотеций явились прообразом следующих двух формальных филогенетически не связанных между собой линий развития плодовых тел.

Свободные клейстотеций. Первая линия – продолжилось формирование клейстотеций на рыхлом воздушном мицелии. Одновременно с формированием перидия на определенных его клетках образовались придатки, которые приподняли и отделили клейстотеций от субстрата и воздушного мицелия среди которого шло формирование этого плодового тела. Своего совершенства клейстотеция достигли у мучнисто-росяных грибов (сем. *Erysiphaceae*). Это семейство в большинстве руководств

отнесено к грибам группы порядков Пиреномицеты подкласса Эуаскомицеты. Однако группу пиреномицетных грибов слагают виды с унитуникатной сумкой, а эризифовые грибы имеют битуникатную сумку. На этом основании логичнее было бы включать их в подкласс Локулоаскомицеты [10]. В развитии клейстотеций эризифовых грибов отмечается несколько прогрессивных изменений. Размеры клейстотеция значительно увеличились и достигли у некоторых родов до 300 мкм. В связи с этим увеличилось количество клеток, слагающих перидий, усложнилось строение придатков и их расположение на клейстотециях. По расположению их на клейстотециях выделяют верхушечные, экваториальные и короткие, мощные базальные в основании аскомы. Благодаря таким придаткам клейстотеции ко времени образования и созревания спор (в цикле развития мучнисто-росяных грибов это весна) цепляются друг за друга, образуя комочки, и так разносятся ветром на новые субстраты. По другому принципу идет формирование сумок внутри полости клейстотеция. Пока еще в нем отсутствуют стерильные клетки между сумками (*парафизы*), но образуется

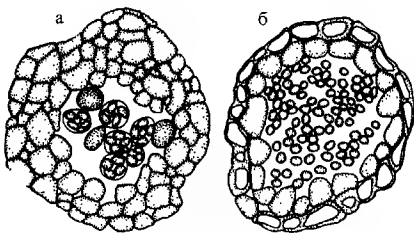


Рис 48 Клейстотеция *Eurotium* sp с целыми сумками (а) и после разрушения стенок сумок (б) Аскоспоры находятся свободно в полости клейстотеция [55]

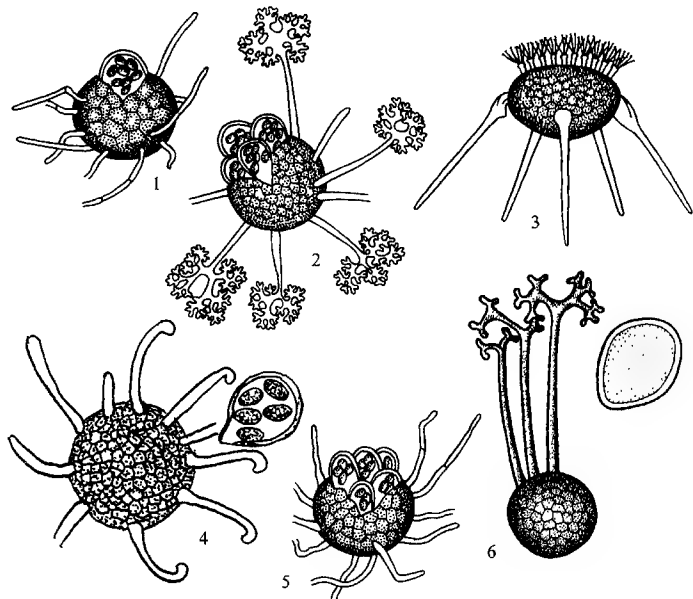


Рис. 49. Клейстотеции мучнисторосяных грибов [7] 1 – *Sphaeroteca* 2 – *Microsphaera* 3 – *Phyllactinia* 4 – *Uncinula*; 5 – *Erysiphe* 6 – *Podosphaera*

центральная паренхима, и сумки могут располагаться на ней пучками. Заметно меняется форма сумок от овальных до широкобулавовидных с ясно выраженной ножкой, хотя ни прогимениального ни гимениального слоя внутри клейстотеции еще не образуется. По существу, клейстотеции эризифовых грибов представляют собой простейшую локулу, или камеру внутри которой формируются сумки (рис. 49). Клейстотеции эризифовых грибов вобрали в себя признаки клейстотециев плектомицетных грибов, такие как перидий, сложенный из плотно прилегающих толстостенных клеток и клеток перидия имеющего придатки. Дальнейшее развитие аскомы типа клейстотеций получили с формированием низигенной поры и переходу благодаря этому клейстотеция в перитеций открытое плодовое тело сумчатых грибов (табл.11).

Таблица 11

Ключ для определения подсемейств и родов *Erysiphales* [7]

А Мицелия эктофитный очень редко частично эндофитный. Конидиеносцы развиваются из поверхностного мицелия. Анаморфа типа <i>Euoidium</i> или <i>Pseudoidium</i> . Клейстотеции шаровидные или вдавленные снизу, редко сверху, разного диаметра. Придатки мицелиальные или обособленные от мицелия. Сумка одна или их много. Аскоспор по 2 – 8	<i>A. Erysiphideae</i>
1 Клейстотеции всегда с одной сумкой	2
Клейстотеции с двумя или многими сумками	3
2 Придатки простые или на концах слаборазветвленные, гибкие, извилистые, расположенные в нижней части клейстотеции, мало отличимые от грибкины и переплетающиеся с ней	1. <i>Sphaerotheca</i>
Придатки прямые, жесткие, экваториальные или на вершине клейстотециев, хорошо отличимые от грибкины, более или менее дихотомически разветвленные на концах	2. <i>Podosphaera</i>
3 Придатки одного типа	4
Придатки двух типов: придатки первого типа на вершине клейстотециев, нежные слабо заметные второго экваториальные, в основном спирально извитые, на концах дихотомически разветвленные	3. <i>Medusosphaera</i>
4. Придатки простые или на концах слаборазветвленные, извилистые, расположены в нижней части клейстотециев малоотличимые от грибкины и переплетающиеся с ней	4. <i>Erysiphe</i>
Придатки прямые, жесткие, расположенные экваториально по всей поверхности клейстотециев или пучком на вершине, хорошо отличимые от грибкины	5
5 Придатки на концах более или менее дихотомически разветвленные, часто повторно, с конечными ветвями, прямыми или дугообразно изогнутыми	5. <i>Microsphaera</i>
Придатки простые, реже вильчато-разветвленные, на концах крючкообразно согнутые или спирально закрученные	6. <i>Uncinula</i>
АА. Мицелий частично эндофитный, быстро исчезающий. Конидиеносцы развиваются из внутреннего мицелия. Анаморфа типа <i>Ovulariopsis</i> . Клейстотеции шаровидные не вдавленные чаще крупные. Придатки обособленные от мицелия и двух типов. Сумок много. Аскоспор чаще по 2	АА. <i>Phyllactinoideae</i>
	1. Род <i>Phyllactinia</i>

Строматойдные клейстотеции Вторая линия развития клейстотециев, пожалуй более важная в прогрессе морфологических структур всех систематических групп. Появилась она впервые также у плектомицетов – грибов, имеющих прототуникатную сумку. Воздушный мицелий вокруг пучка сумок или цепочек сумок получил дальнейшее развитие в плотный клубок, более массивный, чем простой перидий. Образовалась *stroma* (греч. строма – подстилка, ковер) – более или менее плотное гифальное образование. Для плектомицетных грибов характерными оказались еще и *склероциеподобные стромы*. Склероций (греч. склерос – твердый) означает плотное гифальное образование, имеющее перидий. Обычно они служат грибам в качестве покоящихся структур для перенесения неблагоприятных условий среды. Склероции всегда прорастают стромой. Склероциеподобные стромы плектомицетных грибов очень мелкие образования, хотя могут включать в себя до восьми клейстотециев. Собственная оболочка таких клейстотециев быстро разрушается и строма выглядит как один клейстотеций с толстой оболочкой (до 200 мкм). Такие аскомы характерны для зурочищевых грибов. Однако формирование собственной стенки плодовых тел внутри стромы необязательно. В этом случае уплотненные

поверхностные гифы стромы служили защитой сумкам. Естественно талломы таких грибов мелкие. Клейстотеции обычно располагаются в верхней части стромы. Сама строма иногда приподнимается на стромоподобной ножке над субстратом например, как у онигены лошадиной (*Onygena equina*, порядок *Onygenales*, рис. 50). Ее клейстотеции – довольно крупные образования до 5 мм в диаметре, имеют хорошо развитый гитроскопический *капиллиций* – толстостенные клетки без плазменного содержимого.

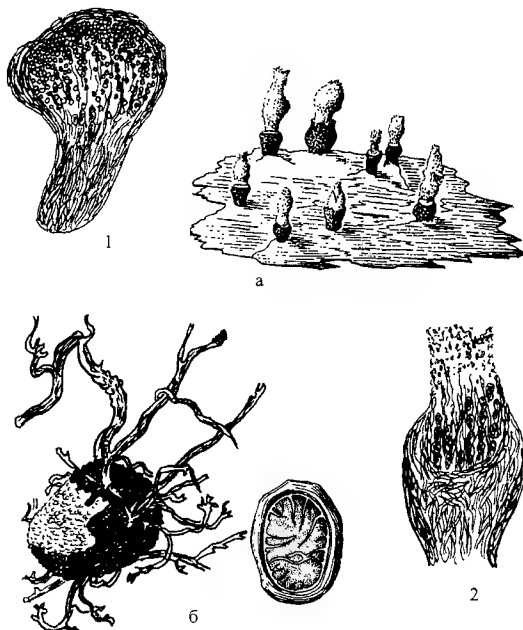


Рис. 50 Клейстотеции некоторых видов грибов группы порядков Плектимицеты [34] а – на стромоподобных ножках: 1 – Онигена лошадиная; 2 – Трихокома странная (*Eurotiales*); б – подземный клейстотеций "оленьего трюфеля" (*Elaphomyces*)

Капиллиций встречается в клейстотециях у видов другого порядка плектимицетных грибов *Eurotiales* у Трихокомы странной (*Trichocoma paradoxa*). Клейстотеции этого вида имеют неограниченный рост, который связан с особенностями формирования сумок зурциевых грибов. Споры созревших сумок освобождаются после их разрушения. Одновременно разрушается верхняя часть клейстотеция и споры освобождаются полностью. Место таких сумок и спор занимают более молодые нижние сумки. Для разрушения споровой массы в таких клейстотециях присутствует капиллиций. Характерная особенность аском зурциевых грибов на

стромоподобных ножках – образование сумок по вертикали цепочкой. Такой способ не встречается больше ни у одной группы грибов, кроме плектомицетов.

Пожалуй, самое большое развитие получила строма у другого представителя онигеновых грибов (*Omygenales*), обитающего в тропиках вида рода дендросферы (*Dendrosphaera eberhardtii*), сапротрофа на древесине. Высота стромы достигает 25 см и представляет собой длинную стерильную ножку с вершиной, разветвленной наподобие деревца. На каждой веточке образуется бокаловидный клейстотеций с хорошо выраженным перидием. Для всех онигеновых грибов характерно беспорядочное расположение сумок в клейстотециях. Но клейстотеций дендросферы поделен на камеры, подобно глебе гастеромицетов. Стенки этих камер как бы поделили общую массу спорового порошка на части и тем самым облегчили распространение спор после разрушения перидия.

Все, что касалось перечисленных видов грибов и типов аском, ими образованных, относится к видам двух экологических групп: сапротрофам на растительных и животных остатках и к группе паразитных грибов, обитающих на живых растениях и животных. В эволюционном плане изначально самой древней группой являются сапротрофы. К паразитизму как способу существования грибы перешли позднее, после выхода вслед или вместе с растениями на сушу. Вершиной трофических отношений грибов с другими организмами явился симбиотрофизм. Такими грибами среди плектомицетов оказались виды рода Элафомицес (*Elaphomycetales*). Пока найдено всего 30 видов. Наиболее распространенный вид – "триофель олений", названный так за внешнее сходство с триофельными грибами. Обитает в почвах и образует микоризу со многими деревьями и кустарниками. Клейстотеции элафомицетов в зрелом состоянии достигают размеров до 5 см, имеют многослойный перидий с гладкой или бугорчатой поверхностью, иногда покрываются коркой, состоящей из темных гиф. Шаровидные или грушевидные сумки в плодовом теле располагаются в беспорядке между вегетативными гифами в виде "жилок". Прототунникатные сумки после созревания спор разрушаются и споры заполняют клейстотеции. Грибы имеют острый запах, по которому животные их легко находят и поедают. Для человека грибы не съедобны (рис. 50). Многослойный перидий наряду с капиллицием и глебой, – морфологические структуры, редкие для аском плектомицетов. Они характерны для базидиом гастероидных грибов класса *Basidiomycetes* (гл. 7). У сумчатых грибов многослойный перидий встречается еще только у аском триофельных грибов (группа порядков Дискомицеты).

Рассматривая пути формирования морфологических структур, обеспечивающих первичную продукцию (споры полового происхождения), не следует забывать и о бесполом размножении грибов и коэволюции этих способов. Талломный тип образования конидий характерен для *Omygenales* и реже встречается бластический. Для порядка зурочицевых грибов (*Eurotiales*) характерен бластический способ образования конидий, а также конидиом типа коремия и спородохий. Бластический способ более совершенный в эволюционном плане, так как более продуктивен, чем талломный. С этих позиций онигеновые грибы, несмотря на то, что имеют высокоорганизованную строму и по существу сложные аскомы, в общем эволюционном плане стоят на более низком ступеньке, нежели зурочицевые грибы. В развитии зурочицевых грибов несовершенная стадия стала доминирующей. И в плане организации сумчатого спороношения последние также стоят выше благодаря неограниченному росту аскогенных гиф и образованию сумок цепочками, хотя эта линия оказалась тупиковой.

6.6. Разнообразие аском типа перитеции

Перитеции – ползамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные с узким отверстием на вершине, с перидием или, реже без него, тогда перитегий обязательно формируется в стромах. Принципиальная схема строения перитегия приведена на рис. 51. Самая главная часть перитеция – место образования сумок, которые располагаются в перитегии на донышке, образуя у высокоразвитых перитециальных грибов гименальный слой. Этот слой состоит из сумок и стерильных клеток, называемых **парафизами**. Грибы, имеющие подобную организацию гименального слоя, называют **аскогименальными**. Строение парафиз и их происхождение – важнейший систематический признак. Настоящие парафизы образуются из слоя клеток, лежащих под аскогименальным слоем. Сумки вырастают между ними после своего образования. Парафизы могут быть по своему строению простыми или ветвиться, иметь различие в строении апикуса – верхушечной части, быть амилоидной или дикстриноидной природы. Другой тип парафиз – **апикальные**. Это стерильные гифы, вырастающие в полость перитеция сверху к его основанию. Сумки в этом случае вырастают между апикальными парафизами снизу. Форма перитеция может быть самой разнообразной: шаровидной, приплюснуто-

шаровидной, эллипсоидной грушевидной бутыльчатой. Стенка перитеция, или перидий, может быть гонкой, мягкой, прозрачной и состоять из одного двух слоев клеток либо быть многослойной, толстой а по консистенции твердой углстой, жесткой Перитеции могут быть яркоокрашенными или почти светлыми или темно-бурыми (до черных). Поверхность перитеция различная: гладкая бугорчатая покрыта волосками либо щетинками Вершина перитеция часто имеет цилиндрический выводной канал заканчивающийся отверстием *остоллом* или остионом Иногда отверстием служит пора, или порус тогда стенка перитеция на этом месте утолщается и сосочковидно или клиновидно вытягивается Канал для выхода сумок и спор внутри покрыт нежными волосковидными выростами *гиф* – *перифизами* направленными к выходу из остиола

По концепции Латтрелла (цит по [10]) систематика грибов, имеющих плодовые тела типа перитеций, основана на трех китах – трех признаках аскомы Это *природа стенки перитеция строматическая или настоящая строение сумки и развитие центра карпофора (карпоцентра)* Карпоцентр ответствен за наличие или отсутствие парафиз и расположение сумок на донышке перитеция По этому признаку среди пиреномицетов выделено к настоящему времени пять типов развития аском Это *Diaporthales, Xylariales, Hypocreales, Diatripales, Sordariales* [10] Характер развития сумок на донышке перитеция следующий У видов порядка *Diaporthales* и *Xylariales* сумки развиваются гимениальным слоем вдоль стенки перитеция. Для порядков *Hypocreales, Diatripales, Sordariales* развитие сумок связано с развитием центральной паренхимы, и расположение их относительно этой паренхимы может быть или пучком в центре паренхимы или гимениальным слоем по краю Безусловно в систематике этих порядков учитываются и другие признаки, такие как форма сумки, выраженность ее ножки, способность последней к ослизнению наличие парафиз и развитие апикального аппарата. Он полностью отсутствует у порядка *Hypocreales* Амилоидные структуры в апикальных аппаратах сумок встречаются у видов *Xylariales* и *Diatripales*. Хитиноидные структуры – неотъемлемая часть апикального аппарата порядков *Sordariales, Diaporthales, Hypocreales*.

Как работает перитеций. Главная задача любого типа плодовых тел – обеспечить воспроизводство и распространение первичных либо вторичных репродуктивных структур – спор Последнее у грибов имеющих плодовые тела типа перитеций, происходит тремя путями [34]. Первый путь характерен для видов группы порядков Плектومیцеты, имеющих аскомы типа перитеций (рис 52). Это виды порядка *Microascales* и семейства *Chaetomiaceae*, включаемого обычно в порядок *Sordariales* (Пиреномицеты). Все эти виды имеют прототуникатные сумки освобождение спор из которых происходит после ее разрушения или лизиса В перитеции образуется слизь с плавающими в ней аскоспорами, которые затем вместе со слизью выходят жгутом из остиола перитеция. В *клейстотециевидных перитециях хетомиевых грибов* слизь со спорами задерживается на верхушке перитеция специальными терминальными или верхушечными придатками в виде комочков спор Потом слизь подсыхает и споры разносятся ветром (рис 53). Строение перитециев хетомиевых грибов напоминает строение клейстотециев мучнисто-росяных грибов. Кроме верхушечных придатков – важнейшего диагностического признака хетомиевые грибы имеют латеральные и базальные придатки Последние обычно прямые, толстые и окрашенные. Очень живучие грибы Обитают на всевозможных субстратах. Среди них много космополитов

Второй путь освобождения спор из перитеция Ослизняются ножки сумок или почти вся сумка после созревания спор. Такие сумки вместе со слизью свободно находятся в полости перитеция Выход спор осуществляется вместе с сумками или ее остатками, попадая в горлышко перитеция они выталкиваются вместе со слизью к выходу Этот путь освобождения спор встречается у видов порядка *Diaporthales* (группа порядков Пиреномицеты).

Третий путь освобождения спор связан с упорядоченным расположением сумок в основании перитеция что позволяет им поочередно, по мере созревания спор, удлиняться за счет растяжения стенок сумок, достигать остиола и далее, выходя за его пределы, выбрасывать споры из сумок. После этого стенки сумок спадают она опускается в полость перитеция, а ее место занимает новая (рис. 54). Из самой сумки споры также могут освобождаться не все сразу, а поочередно, как это происходит в сумках видов *Cordyceps* (порядок *Clavicipitales*) имеющих сколекоспоры (см рис. 13) и поровый апикальный аппарат. Такая длинная спора упирается в пору и под действием тургорного давления возникшего в сумке выстреливается прочь (см рис. 16)

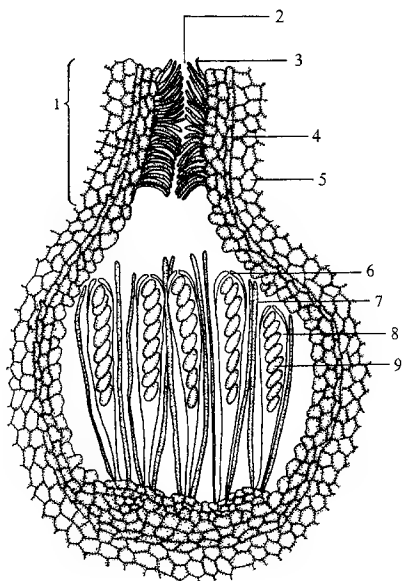


Рис. 51. Схема строения аскосмы типа перитеций, характерного для видов группы порядков Пиреномицеты [55]: 1 - горлышко; 2 - отверстие устьице, остиолком, 3 - перифизы; 4 - стенка перитеция; 5 - строма; 6 - апикальный аппарат сумки; 7 - парафизы, 8 - сумка 9 - аскоспоры

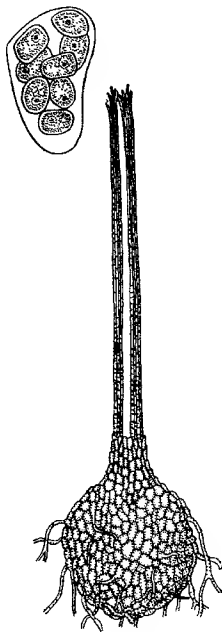


Рис. 52. Перитеции и сумка Цератоцистиса бахромчатого (*Ceratocystis fibriata* порядок Microascales) [34]

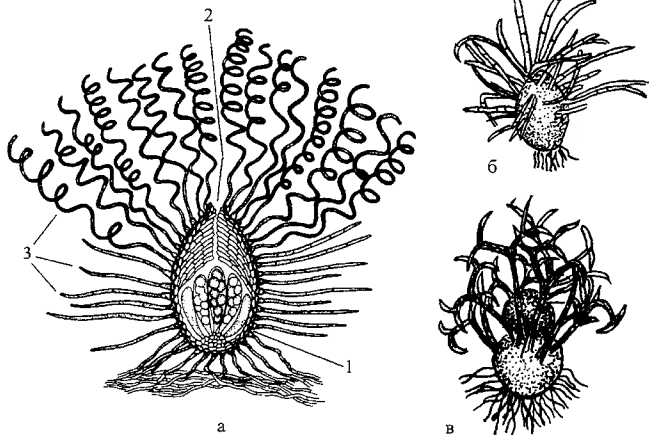


Рис. 53. Особенности строения перитещей рода *Chaetomium* порядка *Sordariales* (а *Ch. uniporum* б – *Ch. aureum*; в – *Ch. indicum*) [33, 48]: 1 – стенка (перидий); 2 – выводное отверстие (устыице); 3 – волоски (придатки апикальные боковые базальные)

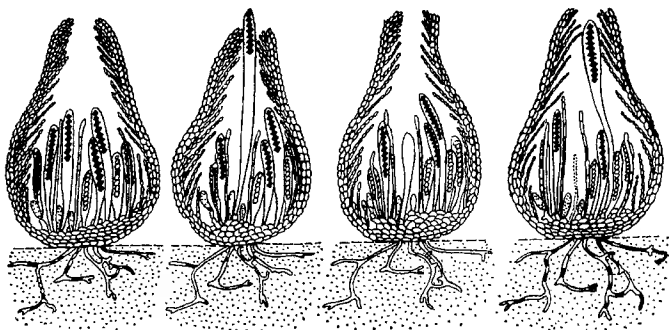


Рис 54 Выбрасывание аскоспор из перитеция Сордарии [34]

Таблица 12

Ключ для определения порядков группы Пиреномицеты [10]

- I Парафизы отсутствуют, или рано исчезают или скудные
 - A Сумки образуются последовательно *Coronophorales*
 - Б Сумки образуются в базальном пучке или гимениальном слое по краю центральной паренхимы *Hypocreales*
 - В. Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки *Diaporthales*
- II Парафизы имеются
 - A Апикальный аппарат хитиноидный
 1. Сумки образуются в пучке или гимениальным слоем по краю центральной паренхимы *Sordariales*
 2. Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки *Ceratostomatales*
 - Б Апикальный аппарат амилоидный
 1. Сумки образуются в пучке или гимениальным слоем по краю центральной паренхимы *Diatrypales*
 2. Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки *Xylariales*

Таблица 13

Ключ для определения порядков группы Пиреномицеты [48]

- 1 Перитеции ярко окрашенные, фиолетовые желтые оранжевые редко темно-бурые, одиночные или в стромах *Hypocreales* – Гипокреальные
- 2 Перитеции не имеют выводного отверстия, а открываются в результате растрескивания стенки верхушки *Coronophorales* – Коронофоральные
- 3 Перитеции имеют выводной канал и выводное отверстие 3
- 3 Сумки, окруженные парафизами 4
- Сумки без парафиз или имеются в незрелых плодовых телах 5
- 4 Перитеции одиночные или в стромах Сумки цилиндрические, цилиндрически-булавовидные. Споры разнообразной формы, одноклеточные или с перегородками *Sphaeriales* – Сферические
- Перитеции расположены в хорошо развитой стромах, которая может быть подушковидной булавовидной или разветвленной. Сумки цилиндрические. Споры всегда одноклеточные *Xylariales* – Ксилариевые
- 5 Перитеции в стромах с длинными выводными каналами, выступающими верхушками на стромах или на субстрате, сумки цилиндрические или булавовидные, с ножкой, иногда с растворяющейся при созревании оболочкой *Diaporthales* – Диапортовые
- Перитеции образуются в мясистой, часто высокодифференцированной стромах Сумки удлиненно-цилиндрические отходящие от основания пучком *Clavicipitales* Клавипитальные

6.7. Сопутствующие структуры аском

Важнейшее значение в развитии аском типа перитеций имеют сопутствующие структуры *субукулюм, строма, склероций*. Три морфологические структуры названия которых начинаются с буквы "С" Усложнение их шло именно в этой последовательности. Возникновение, структура и взаимозависимость их в жизненных циклах пиреномицетов – характерная особенность этих грибов. Благодаря эволюции этих структур в конце концов сформировались сложные аскомы – *строматоидные плодовые тела* со множеством перитециев. Это могло произойти следующим образом Мицелий паразитных грибов зачастую развивается на поверхности тканей пораженного растения в виде войлочного, мучнистого или паутинистого налета Такая грибница является важнейшим структурным элементом в организации талломов пиреномицетных грибов. На таком мицелии образуются клейстотеции и перитеции. Мицелий прикрепляется к субстрату с помощью присосок, выступающих непосредственно из грибницы или из особых вздутий на гифах – *апессориев*. От них, в свою очередь, отходят отростки гиф *гаустории*

внедряющиеся в межклетники и клетки растения-хозяина. Кроме того мицелии грибов может развиваться полностью в тканях растения и быть *эндофитным*. Позднее он может развивать и *поверхностный мицелий*.

Субикулюм Вот эти два типа мицелия – эктофитный и эндофитный или *эктотрофный* и *эндотрофный*, и являются исходными структурами при образовании сложных и простых плодовых тел пиреномицетов. Разросшийся и уплотненный эктотрофный мицелий положил начало морфологической структуре – *субикулюму*. Встречающиеся в литературе характеристики такой структуры близки по смыслу мицелиальное сплетение, мицелиальная подушка, мицелиальная подложка, войлочное мицелиальное сплетение, гифальный субикулюм и т.д.

В эволюции морфологических структур в частности субикулюма и стромы талломов пиреномицетов можно выделить две линии. Первая – мицелиальные структуры типа субикулюма слабо выражены. Для защиты плодовых тел используются непосредственно ткани растения. Перитеции частично, донышком, углублены в ткань или погружены полностью. Зачастую развитие таких грибов происходит внутри тканей растения, и только ко времени созревания сумок и спор перитеции своими остиями пропарывают эпидермис и выходят наружу (рис. 55). Такие грибы обычно имеют микроскопические размеры и заметны только после отмирания поврежденных тканей растения. Листья растения становятся пятнистыми.

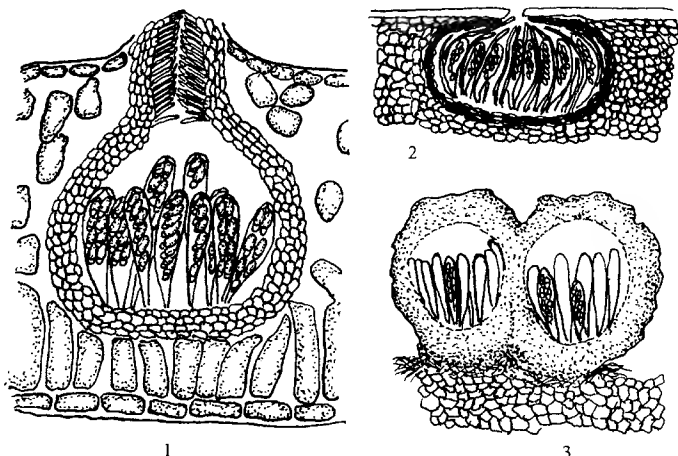


Рис 55. Плодовые тела пиреномицетов, погруженные в ткани листа (1, 2) и поверхностные в строме (3) (1 – [55]; 2, 3 – [48]): 1 – *Gnomonia* (*Diaporthales*); 2 – *Hyponectria* (*Hypocreales*); 3 – *Bertia* (*Coronophorales*)

Вторая линия. Более сложно устроены талломы пиреномицетных грибов у которых субикулюм получил дальнейшее развитие за счет увеличения массы и уплотнения гиф его составляющих. У таких видов перитеции оказались подпогруженными в пышно разросшийся субикулюм а у других полностью погруженными в плотно сплетенный субикулюм. Вот такой уплотненный субикулюм стал еще одной морфологической структурой – *стромой*.

Строма. У пиреномицетов известны два типа стром – стромы, развивающиеся внутри субстрата и стромы, развитие которых происходит на субстрате. *Эндостром*ы обычно невелики, так как их размеры ограничиваются какой-то определенной частью или тканью растения и расположены внутри листовой

пластинки либо под корой поврежденного дерева или кустарника. В мякоти стром закладываются и развиваются плодовые тела типа перитеций. Ко времени созревания спор стромы прорывается наружу, остии перитециев оказываются открытыми, и споры имеют свободный выход. Расположение перитециев в строме и характер выхода остии на поверхность стромы – важнейший систематический признак. Развитие стромы между корой и древесиной заканчивается, когда она прорывается наружу. Выделяют три типа прорываемости ее на поверхность: вальсоеидными пустулами со скученными шейками, вальсоеидными пустулами с отдельными шейками и диатрипоидным слоистым конгломератом вследствие отпадения коры. Последний возникает благодаря скученности стром. Эндостромы зачастую включают в себя и части субстрата, в котором они развиваются (рис. 56).

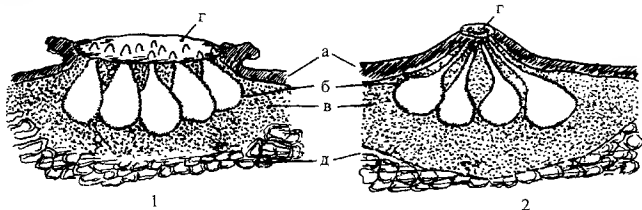


Рис. 56. Типы прорываемости эндостром пиреномицетов [48]. 1 – вальсоеидная пустула с отдельными шейками (*Diatrype*, *Diatrypales*); 2 – вальсоеидная пустула со скученными шейками перитециев (*Valsa*, *Diaporthales*); а – эпидермис; б – перитеции; в – стромы; г – экзостроматический диск; д – ткань растения

Стромы пиреномицетов, развивающиеся на поверхности субстрата – экзостромы, образуют простые и сложные плодовые тела. Простые – в одной строме – одно плодовое тело. Строма сложных плодовых тел несет множество перитециев, погруженных в нее (рис. 57). Несмотря на такие размеры и сложную конфигурацию стромы, образующие эти плодовые тела, не дифференцированы на ткани. Это одно из отличий пиреномицетов, имеющих строматоидные плодовые тела, от макромицетов, видов других систематических групп плодовые тела которых дифференцированы на ткани. Промежуточное положение в этом плане занимают клавиципитальные грибы (порядок *Clavicipitales*). Стромы сложных плодовых тел этих видов дифференцированы на ткани (рис. 58).

Склеротий. Кроме того в цикле развития клавиципитальных грибов обязательно присутствует еще одна морфологическая структура – склеротий. Склеротий – совершенная покоящаяся стадия в цикле развития грибов. Он образуется из разросшихся вегетативных гиф для перенесения неблагоприятных условий среды. Разросшиеся гифы уплотняются, над этим уплотнением образуется покровная ткань перидий, состоящая из толстостенных гиф. Склеротий обязательно прорастает стромой после периода покоя, чаще всего весной. Обычно склеротии клавиципитальных грибов включают в себя мумифицированные части субстрата. В качестве его служат зерна злаков, тела насекомых и плодовые тела гипогейных – подземных грибов (рис. 58).

Эволюция аска типа перитеций. Эволюционная направленность развития пиреномицетов шла по нескольким направлениям:

- 1 От простых свободных перитециев с однослойным, тонкостенным, мягкомышечным перидием к перитециям с многослойным перидием из толстостенных гиф с неокрашенными стенками клеток к окрашенным темно-бурым. Параллельно с этим развивались перитеции с углистой жесткой многослойной стенкой перидия и стромы. В этом случае виды чаще имели микроскопические размеры, реже, как у ксилариевых грибов (*Daldinia*), стромы достигли значительных размеров и сложного многослойного расположения перитециев – нового слоя стромы с перитециями на старом слое (рис. 57).

- 2 Развитие аскогенных гиф от простого пучка до гимениального слоя расположенного на перитециальной ткани, до гимениального слоя на центральной паренхиме.

- 3 Совершенствование способа освобождения спор от выхода из перитеция со слизи после разрушения сумок до упорядоченного освобождения индивидуальной сумки, приподнимающейся над гимениальным слоем и над остии перитеция. Этот способ растяжения стенок сумок и поднятие их над гимениальным слоем повзросел у более высокоразвитых аскомицетов у аскоболовых грибов из группы порядков Дискомицеты. Одновременно совершенствовался апикальный аппарат сумок ответственный за активное освобождение спор.

4 Эволюция мигелиальных покоящихся структур шла по пути формирования тканей перидия способных защитить вегетативные и генеративные гифы к формированию стром склероциального типа, а затем и склероциев

5. Произошло совершенствование сопутствующих перитециям структур по линии "субиктум - строма - склероций", и закончился этот этап появлением строматоидных и склероциальных тканей с разделением на функции. Совершенная строма клавипитальных грибов имеет стерильную ножку и плодущую головку с центральной стерильной и периферической плодущей частями. По периферии головки в плодущей части, закладываются карпоцентры и формируются перитеции.

Последующим шагом в совершенствовании сумчатых грибов стало создание аском типа апотетий - плодовых тел дифференцированных на ткани и имеющих открытый гимениальный слой. Первые ткани грибов появились благодаря дифференциации стромы перитециальных грибов на ткани



Рис 57. Сложные плодовые тела видов грибов порядка Xylariales: 1 - *Thamnomycetes*; 2, 3 - виды *Xylaria* 4 - *Daldinia*; 5 - *Hypoxylon*; п - места расположения перитециев на стромах (1 2 3 - [34])

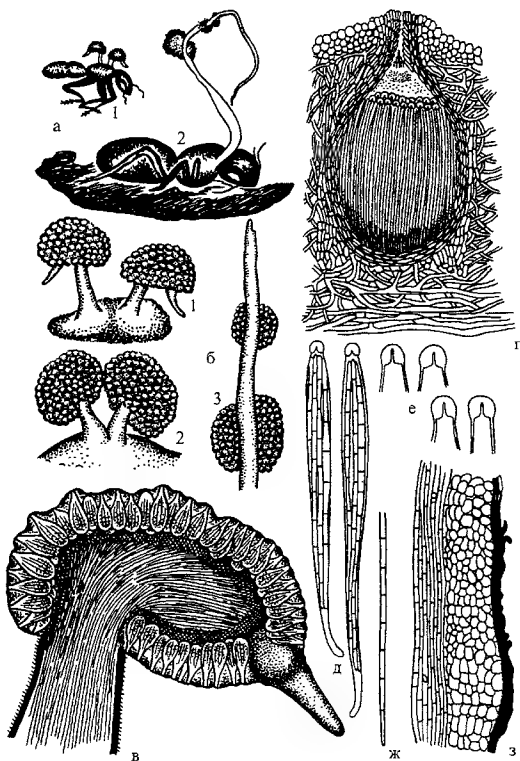


Рис. 58. *Cordyceps unilateralis*: а – внешний вид стром на муравье (1- $\times 4.5$ 2 – $\times 9$) б – различное размещение перитезиев на строме, $\times 9$ (1 промежуточное, 2 терминальное, 3 боковое); в – продольный срез через плодущую часть стромы, $\times 45$; г – продольный срез через перитезии $\times 243$; д – аска, $\times 594$, е – головки асок, $\times 1260$; ж – аскоспоры, $\times 360$ [24]

6.8. Разнообразие аском Локулааскомицетов

Выше были рассмотрены строение и морфологические структуры плодовых тел большой таксономической группы истинных пиrenomицетов имеющих унитарную сумку. На них внешне

очень похожи грибы подкласса *Loculoascomycetidae* имеющие сумки с двойной оболочкой (рис 59) у последних сумки развиваются в локулах, возникающих вследствие разрушения отдельных участков компактной грибной ткани или стромы остатки этой ткани находятся между сумками и называются по-разному в зависимости от строения и места прикрепления разделяющих сумки гиф – инертциальная ткань, интераскальная псевдопаренхима, парافизиды псевдопарафизы

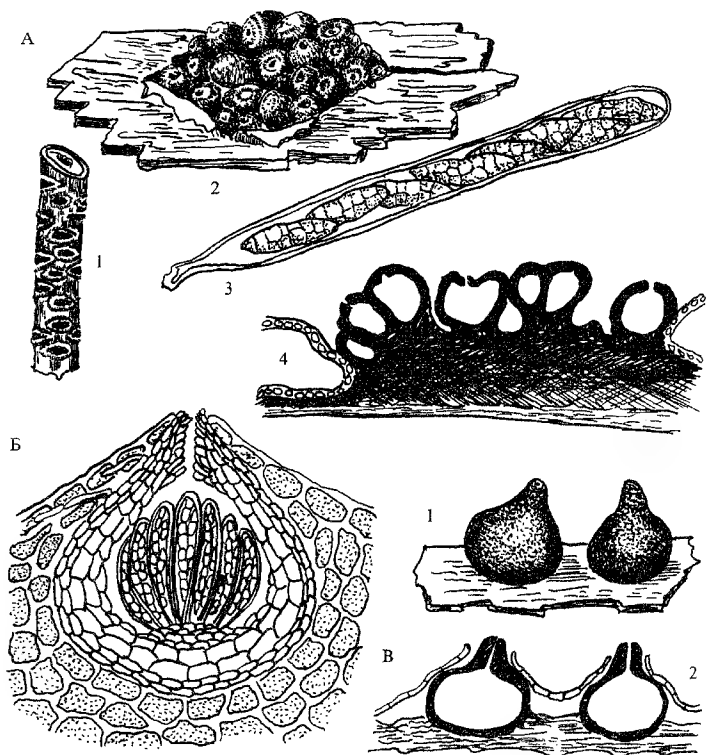


Рис. 59. Плодовые тела локулоаскомицетов [20]: А – Кукубитария карагаи (*Cucubitarium caraganae*) порядок *Pleosporales*: 1 – ветвь питающего растения с плодовыми телами; 2 – плодовые тела; 3 – сумка со спорами; 4 – поперечный разрез стромы и плодовых тел. Б – Микосферелла точковидная (*Mycosphaerella punctiformes* порядок *Dothideales*) – поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами. В Офиоболус побеговый (*Ophiobolus fruticum* порядок *Pleosporales*): 1 – плодовые тела 2 – поперечный разрез плодовых тел

Разделение на порядки подкласса проводится преимущественно по строению плодовых тел клейстотециевидные порядок *Capnodiales*, перитециоидные *Pleosporales* и *Dothideales*, апотециоидные *Hysteriales*, в виде щитка *Hemisphaeriales*. Не меньшее значение имеет тип развития, приводящий к вполне определенному расположению внутренних элементов строения аска. Так в порядке *Hemisphaeriales* сумки развиваются кольцом по краю щитка, оставляя свободным центр плодового тела, иногда занятый паренхиматической тканью, в противоположность, например, порядку *Dothideales*, где пучок сумок занимает центр плодового тела или порядку *Pleosporales*, где сумки развиваются преимущественно гименальным слоем. Такое расположение сумок, как утверждает Васильева [10], несет большую отличительную нагрузку, чем наличие или отсутствие парафизонной ткани служащее обычно для разделения порядков *Pleosporales* и *Dothideales*.

Клейстотеции. Плодовые тела типа *клеистотеции* представляют собой простейшую локулу полость, в которой одиночно или пучком на центральной паренхиме развиваются мешковидные, овальные или широкобулавовидные битуникатные сумки. Описание строения этого типа аска дано в начале раздела. Клейстотеции характерны для видов порядка *Erysiphales*, включающего одно семейство *Erysiphaceae*. По другим источникам, виды этого семейства, как имеющие битуникатные сумки отнесены к подклассу Локулоаскомицеты к порядку *Capnodiales*. Среди Капнодиальных грибов есть виды с плодовыми телами переходной, промежуточной формы, от полностью закрытого клейстотеция к перитецию с лизигенной порой, открывающейся ко времени созревания спор в сумках. В некоторых руководах эти типы плодовых тел отнесены к перитециоидным. Главным отличием отнесения видов к порядку *Capnodiales* служит признак беспорядочного расположения сумок и отсутствие псевдопарафиз (рис 60)

Псевдотеции. Плодовые тела почти шаровидной формы с одной или многочисленными токулами (рис. 61). Все они относятся к группе перитециоидных аска. Могут быть голыми или со

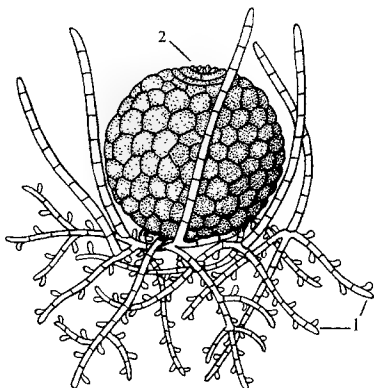
щетинками черными, реже коричневыми, одиночными и свободными на поверхности мицелия либо быть погруженными в подушковидную, корочковидную или пельтоидную (дискотидную с центральной ножкой) строму. Главным признаком при выделении систематических групп является расположение сумок пучком или относительно хаматеция если он есть. *Хаматеций* – совокупность гифальных элементов центра плодового тела, такие как остатки интераскулярной ткани псевдопарафизы

Тириотеции. Щитовидные уплощенные плодовые тела. В многочисленных локулах внутри тириотеция развиваются сумки, окруженные нитевидными псевдопарафизами. Стенка тириотеция состоит из радиально или меандрически (извилисто с выкрутами) расположенных клеток

Гистеротеции. Гистеротеции вытянутые в длину плодовые тела открывающиеся при созревании щелью. Хаматеций образован редкими и довольно многочисленными нитевидными псевдопарафизами или дезинтегрированными остатками тканей центра плодового тела. Сумки образуют гименальный слой, поэтому гистеротеции относятся к апотециоидным плодовым телам

Рис 60 Псевдотеции *Meliola* порядка *Capnodiales* [61]

1 коралловидные придатки, 2 – лизигенная пора



ными псевдопарафизами или дезинтегрированными остатками тканей центра плодового тела. Сумки образуют гименальный слой, поэтому гистеротеции относятся к апотециоидным плодовым телам

К гистеротециям близко примыкают плодовые тела типа *псевдотеций* фацициальных грибов (*Phacidiales*), относимых чаще всего к унитуникатным дискотидеям. Однако в онтогенезе некоторых представителей фацициевых грибов сумковые плектенхимы закладываются на первых стадиях асколокулярно и только к периоду зрелости они преобразуются в аскогименальные

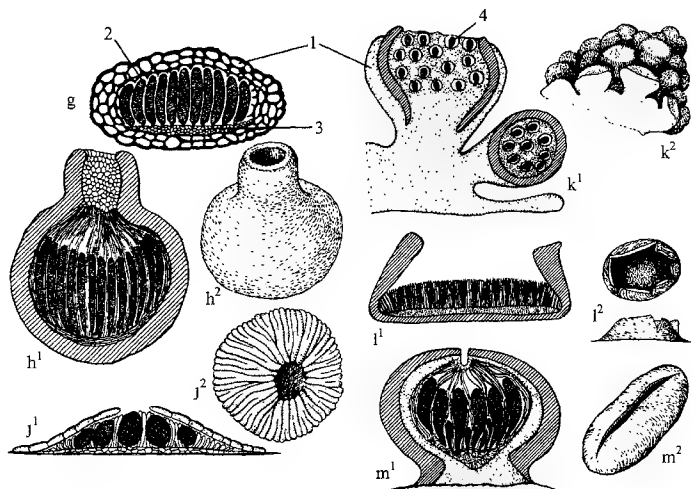


Рис. 61. Типы плодовых тел Локулоаскомицетов [61]. псевдотеции порядков: g – *Dothiorales*; h – *Dothideales*; 1 – псевдоапотетий порядка *Phacidiales*; j – тириотетий *Capnodiales* k – мириотетий *Myringiales*; m – гистеротетий *Hysteriales* 1 аскострома 2 сумки псевдогимения 3 – центральная паренхима; 4 локулы

Мириотетии Мириотетии – подушковидные, строматоидные плодовые тела со многими локулами, расположенными в беспорядке. В центре плодовых тел в хаматетии образуется несколько локул, в которых развивается одна сумка со спорами.

Разные принципы подхода к выделению систематических групп как локулоаскомицетов, так и пиреномицетов привели к тому, что в существующей микологической литературе имеется несколько систем этих грибов, объем и содержание которых может существенно различаться. Одной из последних работ по локулоаскомицетам являются исследования ЛН Васильевой [10] ключ для определения порядков которой приводится ниже (табл. 14).

Таблица 14

Ключ для определения порядков подкласса *Loculoascomycetidae* [10]

I Аскокарпы перитеционидные

A Поверхностный мицелий, на котором развиваются аскокарпы, имеется

- 1 Сумки расположены беспорядочно *Capnodiales*
- 2 Сумки расположены пучком *Dimeriales*
- 3 Сумки расположены кольцом по краю щитовидного плодового тела *Hemisphaeriales*

B Поверхностный мицелий отсутствует

- 1 Сумки расположены пучком *Dothideales*
- 2 Сумки расположены в отдельных локулах, разделенных интертециальной тканью или беспорядочно *Pseudosphaeriales*
- 3 Сумки образуют гименальный слой *Pleosporales*

II Аскокарпы апотетиионидные *Hysteriales*

6.9 Разнообразие аском типа апотеции

Апотеций – аскомы линзовидной, чашевидной формы сидячие или приподнятые на ножке фертильные (лат. *fertilis* – плодоносный) головки или шляпки различной формы, несущие на своей внешней поверхности гимениальный слой

Грибы, имеющие плодовые тела типа апотеций, традиционно объединены в группу порядков Дискомицеты. Она включает в себя пять порядков: *Helotiales*, *Phacidiales*, *Cyrtariales*, *Pezizales*, *Tuberales*. В названии этой группы отражена классическая форма аском в виде диска с поверхностью выпуклой, или вогнутой, или плоской. В строении аском дискомицетов главной морфологической структурой является гимениальный слой. Его формируют сумки и стерильные клетки – **парафизы**. Вначале образуется слой парафиз, а затем между ними вырастают сумки. Схема формирования гимениального слоя и возникновения сумок показана на рис. 40 и 41 в начале главы. **Парафизы** представляют собой удлинённые клетки, простые или септированные и разветвлённые. Апокус парафиз (апикальная клетка) многоклеточной парафизы или несколько верхушечных клеток отличаются по строению от нижележащих (рис. 62). Длина или высота парафиз равна длине сумок или чуть более. Апокус парафиз может окрашиваться препаратами йода в синий или бурый цвет. Эта характеристика используется в диагностике грибов и обычно при описании грибов, перед их определением, отмечается наряду с другими признаками. Предназначение парафиз – создать матрицу форму гимениального слоя, удерживающих сумки в вертикальном положении. Этим они способствуют сумкам в освобождении спор. У некоторых групп дискомицетов, в частности видов семейства *Ascobolaceae*, сумки приподнимаются над гимениальным слоем, повторяя один из способов освобождения спор у пиреномицетов. Поэтому гимениальный слой этих примитивных видов пецициевых грибов имеющих вид толстой линзочки становится щетиноватым (рис. 63)

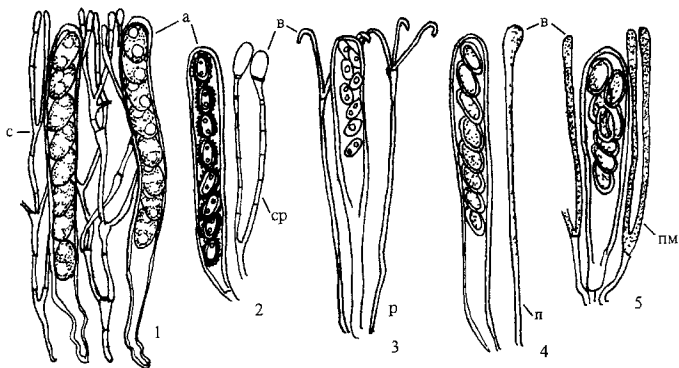


Рис. 62. Типы парафиз гимениального слоя дискомицетов порядка *Pezizales* 1 – *Sarcoscypha*, 2 – *Lachnea*; 3 – *Melanochroia*; 4 – *Peziza* 5 – *Lasiobolus* [47]. Парафизы: с – септированные, многократно разветвленные; ср – септированные, разветвленные в основании; р – разветвленные на вершине; п – простые; пм – заполненные каплями масла; в – апекс, вершина парафизы; а – сумка

Наличие гимениального слоя, состоящего из сумок и парафиз, – главный отличительный признак группы порядков Дискомицеты. На уровне порядков ведущим признаком является строение сумки и главным образом строение апикального аппарата. Выделяют два основных типа апикального аппарата – оперкулярный и иноперкулярный и, соответственно этому две группы грибов – оперкулярные и иноперкулярные дискомицеты. Первые имеют апикальный аппарат в виде крышечки (лат. *operculus* – крышечка). По этому признаку выделен порядок *Pezizales* (рис. 44–43–2). Виды порядка *Helotiales* имеют

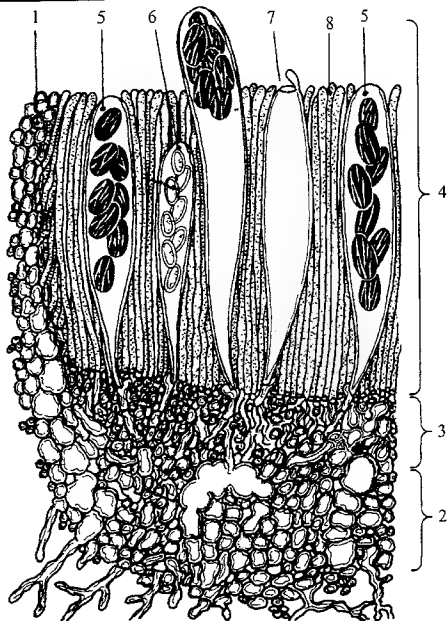


Рис. 63 *Ascobolus purpuraceus* Pers. Строение плодового тела типа апотеций [59]: 1 — эксципул мясистая стерильная часть апотеция состоящая из двух слоев. Внешний слой эксципула образует защитный покров апотеция. У других групп дискомицетов устроен более сложно. 2 — внутренний или медулярный, слой апотеция (эндоэксципул). У некоторых дискомицетов мякоть в апотеции отсутствует. 3 — субгимениальный слой; 4 — гимениальный слой; 5 — сумка с аскоспорами; 6 — аскоспоры; 7 — оперкулярный аппарат сумки; 8 — парафизы.

этого может быть студенистой консистенции. Аскомы обычно мелкие лепешечки, бугорочки, зачастую сливающиеся между собой в коросточки.

У видов с более развитыми асками гимений формируется из хорошо развитом субгимениальном слое. Плодовые тела имеют вид толстеньких подушечек, линзочек, дисков, зачастую прикрепленных к субстрату всей нижней поверхностью. Дальнейшее развитие дискомицетных грибов связано с формированием подстилающего субгимений слоя — медуллы или эксципула (лат. *medulla* — сердцевина, мякоть; лат. *excipula* — сосуд). Одновременно с этим у дискомицетов возник и получил развитие внешний слой эксципула — экзоэксципул, который стал выполнять защитную функцию в качестве покровной ткани аском. Строение его, например у *Helotiales*, широко используется в диагностике (см. рис. 9). Кроме того, внешние клетки эксципула разрастаются, образуя так называемые волоски, щетинки различного строения (рис. 65). У гелотиевых грибов такие волоски могут нести

поровый аппарат или аппарат, открывающийся щелью ('губастый'). Трюфельные грибы апикального аппарата сумок не имеют в силу специфики обитания под землей, аскомы этих грибов полностью разрушаются освобождая споры.

Форма сумок от широко булавовидных у более примитивных форм — до цилиндрических. Этот разброс форм повторяется во всех порядках еще раз доказывая конвергентность развития крупных и малых филогенетических ветвей грибов.

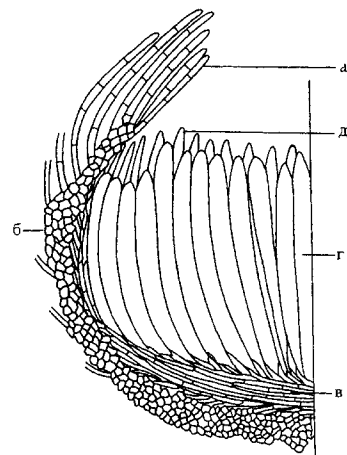
Гимениальный слой как правило, располагается на поверхности плодового тела. Эта поверхность представляет собой сочетание нескольких типов тканей, несущих определенную нагрузку в структуре аском. В общем строении аском дискомицетов конвергентные линии развития от простых примитивных тел очень мелких в которых гимениальный слой расположен почти на субкулюме до плодовых тел с хорошо развитыми тканями. Типичное строение таких аском у педидиевых и гелотиевых грибов показано на рис. 63 и 64.

Эволюция морфологических структур аском типа апотеций. У примитивных видов субгимений не развит и сумки располагаются на мицелиальном сплетении как у обитающих на ивовом виде семейства *Ascobolaceae*.

Зачастую гифы таких аском имеют желатинозные стенки, и мякоть вследствие

кристаллы солей, что свидетельствует об использовании их в качестве выводящих структур а не только защитных. При формировании аском распростертой или линзовидной формы волоски экципила вначале прикрывают гимений полностью по типу перитеция и лишь с открытием последнего остаются по краю гимениального диска.

Дальнейшая дифференциация тканей аском дискомицетов шла по пути формирования стерильной центральной части образования сперва конусовидной, а затем и цилиндрической ножки, несущей либо апотеций (*Pezizales*), либо фертильную головку (*Helotiales*). Изменение формы аском гелосциевых грибов можно проследить на рис. 66. При этом аскомы с фертильной головкой могут быть внешне очень похожими на аскомы пецициевых грибов (*Ombrophila*). Край диска-головки могут быть прикрепленными к стерильной ножке и составлять с ней одно целое или быть свободными (*Gudonia*).



В цикле развития некоторых гелосциевых грибов семейства *Sclerotiniaceae* присутствует стадия склеротия. Эта группа грибов как бы повторила цикл развития клавиципитальных грибов. Из всех дискомицетов гелосциевые грибы в филогенетическом отношении наиболее близки к пиреномицетам. Возможно что наличие склеротия свидетельствует как раз об этом. Из склеротия у пиреномицетов вначале развивается строма а потом в ней формируются перитеции. На склеротии склеротиниевых грибов образуются плодовые тела дифференцированные на ткани. Возможна и другая интерпретация, что плодовое тело и есть дифференцированная на ткани строма с одним большим плодовым телом типа апотеций и это является заключительным этапом эволюции такой морфологической структуры, как строма.

В другом случае строма как основная морфологическая структура повторилась у циттариевых грибов (порядок *Cyrtariales*) широко распространенных в южном полушарии в Америке и Австралии (рис. 67). Стромы этих грибов – своеобразная копилка, кладовая запасных питательных веществ. Апотеции формируются на внешней поверхности стромы наподобие сложных плодовых тел ксилариевых и клавиципитальных грибов.

Стромы циттариевых мясистые или студенистые, т.е. состоят из гиф с сильно желатинизированными стенками. У многих видов апотеции вначале шаровидные утопленные в мякоть стромы, наподобие перитециев. Ко времени созревания становятся открытыми и зачастую окрашенными. Многие виды съедобны. Трофическая группа – ксилотрофы.

Совершенно по-иному устроены аскомы пецициевых грибов (*Pezizales*). Дальнейшее усиленное развитие получил гипотеций (греч. *hypo* – ниже, в конкретном тексте – ниже гимениального слоя). Форма аска изменяется от плоских подушечек, расположенных на субикуполе или на мицелиальном сплетении до линзовидной, шаровидной за счет утолщения гипотеция. Аскомы приподнялись над субстратом. Гимениальный слой вначале выпуклый, у более подвижных – плоский, затем вогнутый. Форма апотеция стала походить на толстое плоское блюдце. Описанная выше форма апотециев получила название "*Leuticulus*" (лат. *leuticulus* – чечевица) – чечевицеобразное, или двояковыпуклое, тело (рис. 68).

Дальнейшая эволюция аском пецициевых связана с развитием тканей гипотеция и формированием за счет центральной медулы ножки. Благодаря ей апотеций приподнялся над субстратом. Параллельно формированию ножки шло увеличение площади гимениального слоя.

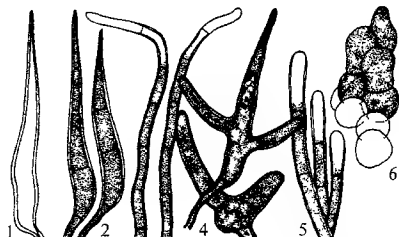


Рис. 65. Разнообразие микроструктуры эксципула апотеция оперкулярных (Pezizales) и иноперкулярных (Helotiales) дискомицетов [59]

Pezizales:

- 1 - *Lastobolus*,
- 2 - *Scutellinia*;
- 3 - *Sepultaria*;
- 4 - *Cheilymenia*;
- 5 - *Anthracobia*
- 6 - *Peziza*;

Helotiales:

- 7 - *Dasyscyphus*
- 8 - *Hyaloscypha*;
- 9 - *Hymenoscyphus*
- 10 - *Mollisia*;
- 11 - *Kugricularia*
- 12 - *Dasyscyphus*
- 13 - *Belonium*

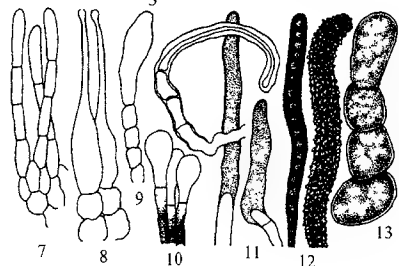
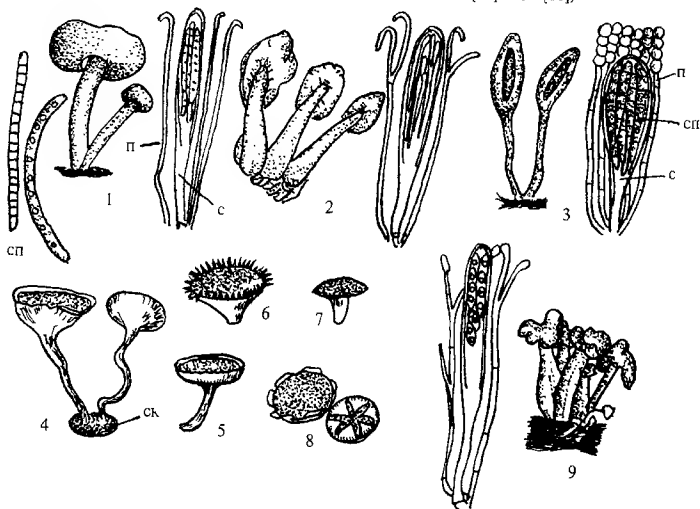


Рис. 66. Аскомы гелициевых грибов Helotiales: 1 - *Gudonia*;

- 2 - *Spathularia*; 3 - *Geoglossum*,
- 4 - *Sclerotinia*; 5 - *Ombrophila*;
- 6 - *Helotium*; 7 - *Dasyscyphus*,
- 8 - *Trochila*; 9 - *Leotia*; п -
- парафизы; с - сумки, сп -
- споры; ск - склеротий (1 3 9
- [55]; 4-8 - [61])



Это происходило за счет увеличения плоского блюдцеобразного апотетия а также увеличения разрастания краевых стенок до формы чаши, бокальчика, урны. Такая форма апотетия получила название "Cupulus" (лат. *cupulus* – бочечка, чашечка) (рис. 69). Классическая форма таких тел у видов рода *Peziza*. Даже в пределах одного рода можно заметить различия в форме аском от почти сидячих до приподнятых на заметно сформированной ножке. Эволюция формы аском связана именно с чашевидными формами. От видов рода, по разным источникам выделяют несколько эволюционных линий формирования апотетия. Одна из них вела к формированию ножки путем не только увеличения медулы, но как бы стягивания чаши апотетия в месте прикрепления его к субстрату. В результате получились

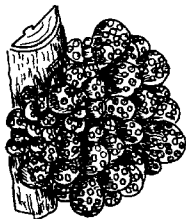


Рис. 67 Шаровидные стромы с апотециями одного из видов циттариевых грибов (*Cyttariales*) [34]

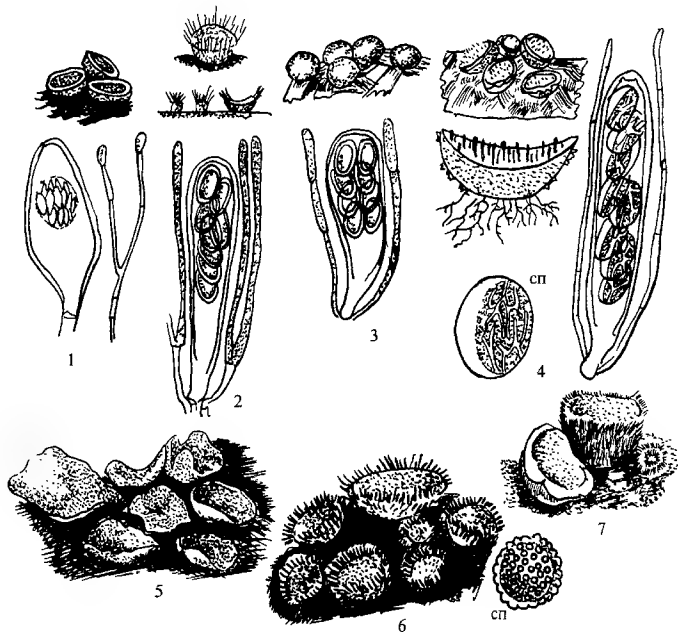


Рис. 68. Аскомы типа апотетий группы "lenticulus" порядка *Pezizales* [47]: 1 – *Rhyporobius crustaceum*; 2 – *Lasiobolus equinus*; 3 – *Ascophanus carneus*; 4 – *Ascobolus stercorarius* 5 – *Humaria rutilans* 6 – *Sphaerospora trechispora* 7 – *Lachnea hemisphaerica*; сп – споры

аскомы с конусообразной сморщенно жилковатой ножкой и далее, цилиндрической с жилковато-ячеистой поверхностью. Общая направленность эволюции формы аском шла по пути формирования ножки и увеличения площади гимения (рис. 70). За счет первого гимениальный слой оказывался приподнятым над субстратом тем самым обеспечивалось лучшее рассеивание спор. За счет второго многократно возрастала репродуктивная мощность аском. Однако среди характерных для педицелевых одноножковых аском есть "сороконожка" — *Rhizina inflata* (*Rhizinaceae*). Аскомы этого вида, полупогруженные в субстрат или распростерты по субстрату, прикрепляются к последнему множеством ризоидов — корневидных выростов. Такой же тип прикрепления характерен для слоевищ

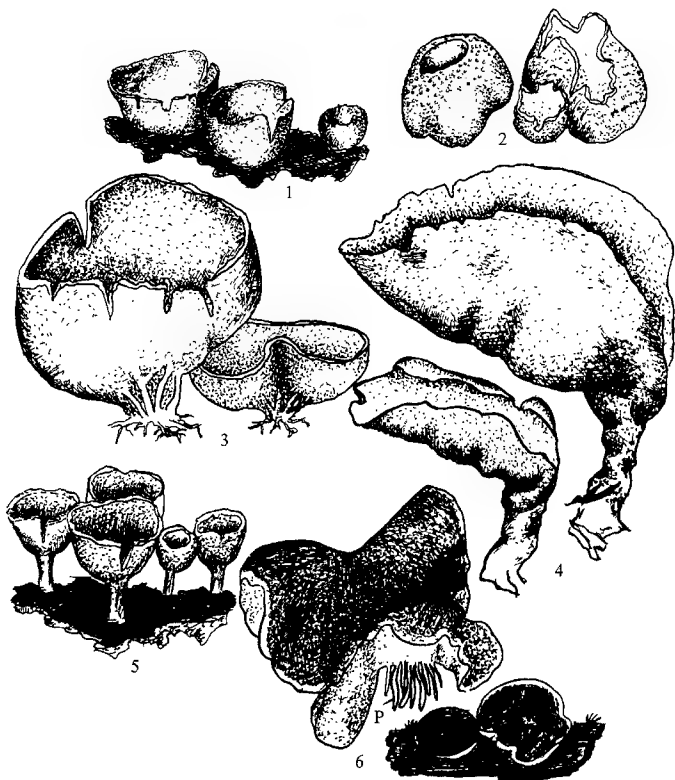


Рис 69. Аскомы типа апотечий группы *cupulus* порядок *Pezizales* (ориг.): 1 — *Peziza violaceae*; 2 — *P. verrucosa*; 3 — *P. micropus*; 4 — *Otidea onotica*; 5 — *Geopyxis carbonaria*; 6 — *Rhizina inflata* P — ризоиды

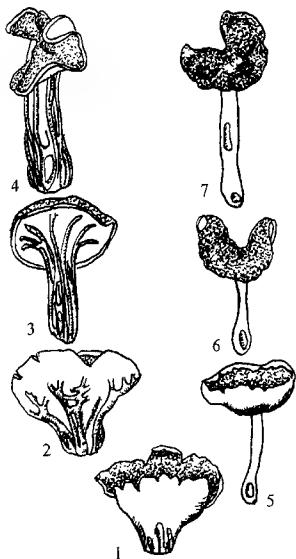


Рис. 70. Эволюция аском типа апотеций рода *Helvella* от ширококонусовидной ("cupulus") до седловидно-лопастной ("Mitres") формы [61]: 1, 2, 3, 4 - формирование лакунарно-бороздчатой ножки; 5, 6, 7 - формирование цилиндрической ножки с почти гладкой поверхностью: 1 - *H. Leucomelaena*; 2 - *H. Acetabulum*; 3 - *H. Queletiana*; 4 - *H. Lacunosa*; 5 - *H. Macropus*; 6 - *H. Ephippium*; 7 - *H. elastica*

происходит после разрушения перидия а из сумок - пассивно, после их разрушения. Поэтому апикальный аппарат у сумок отсутствует полностью и форма сумок широкобулавовидная так как гимениальный слой по своему строению рыхлый.

Филогенез этой группы грибов связан, в первую очередь, с экологией грибов с подземным способом существования. Трюфельные оказались одной из немногих групп среди сумчатых грибов продвинутых в эволюционном плане. Они достигли вершины трофической эволюции грибовых организмов. Трюфельные грибы исключительно симбиотрофы. Образуют микоризу (грибокорень) со многими широколиственными древесными и кустарниковыми породами и некоторыми хвойными. Однако подземный способ существования наложил отпечаток на морфологическое строение аском трюфельных грибов - гимений потерял свое правильное, регулярное строение; эволюционное изменение формы сумок от мешковидной, овальной широкобулавовидной до цилиндрической, как в других группах грибов, не произошло. Сумки остались широкоовальными или широкобулавовидными, хотя ножки сумок хорошо развиты. Распространение спор происходило или после разрушения аском пассивно почвенными водами на небольшие расстояния или после поедания животными. Споры имеют толстый экзоспори и проходят желудочно-кишечный тракт животных, оставаясь жизнеспособными

лишайниковых грибов и более не встречается ни у одной группы грибов

Бокало или чашевидные формы апотециев за счет увеличения площади гимения путем сморщивания поверхности и изменения формы от вогнутой, затем плосковогнутой, плосковыпуклой бугристовыпуклой или морщинистовыпуклой образовали последнюю форму аском типа апотеций "Mitres" аскомы, несущие на ножке торбан шапочку колпак (рис 71) Эта форма аском наиболее известна в быту как плодовые тела сморчков (*Morchella*) строчков (*Giromitza*), сморчковой шапочки (*Verpa*) и других Шляпки таких аском могут быть со свободными или приросшими к ножке краями (рис 72).

Все вышеизложенное касалось развития аском типа апотеций со свободным расположением их относительно субстрата. Несколько иное строение имеют аскомы дисконицетов, развитие и жизнь которых происходит под землей. Это трюфельные грибы - порядок *Tuberales* (лат *tuber* - клубень). Их аскомы представляют собой апотеции со сморщенной сжатой поверхностью гимения. Нижняя поверхность апотеция также меняет свою форму прикрывая внутренние ткани (медулу или экципил субгимений), образуя плотную корку перидий Он может быть гладким, бородавчатым или растрескиваться на части. Однако перидий полностью не смыкается, оставляя в некоторых частях гимениальный слой открытым. В онтогенезе трюфельных грибов обязательно присутствует начальная стадия развития плодового тела, близкая к формированию типичного апотеция (рис. 73). В процессе развития аском происходит разрастание всех тканей образование внутренних камер, в которых слой сумок вместе с парафизами, расположенными на стенках камер оказываются перемешанными. Парафизы прорастают слой сумок сверху и снизу камер, и сумки расположены между ними почти в беспорядке. Стерильные ткани гипотеция называются у трюфельных грибов внутренними венами, или жилами а покрывающие плодовое тело тяжи - внешними венами или жилами. Освобождение спор у трюфельных

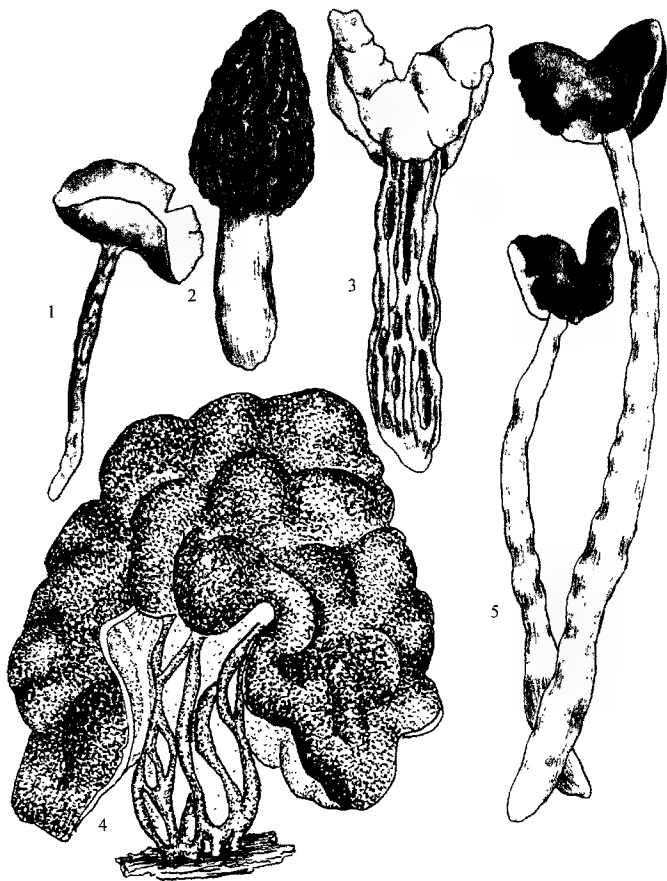


Рис. 71. Аскомы типа апотечий группы *mitres* порядка *Pezizales* (ориг.). 1 – *Macropodia macropus*
 2 – *Morchella conica* 3 – *Helvella crispa* 4 – *Helvellella sphaerospora*; 5 – *Helvella elastica*

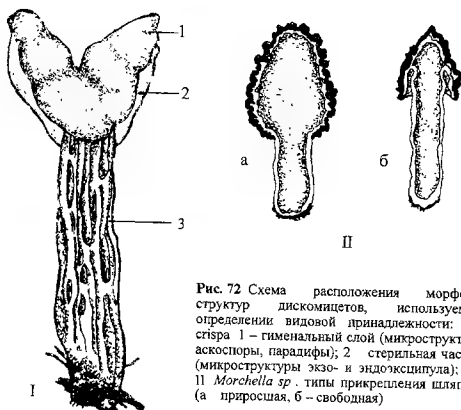


Рис. 72 Схема расположения морфологических структур дискомицетов, используемых при определении видовой принадлежности: I *Helvella stisra* 1 – гименальный слой (микроструктуры, сумки аскоспоры, паразиты); 2 – стерильная часть апотеция (микроструктуры экзо- и эндоэципила); 3 – ножка. II *Morchella sp.* типы прикрепления шляпки к ножке (а – приросшая, б – свободная)

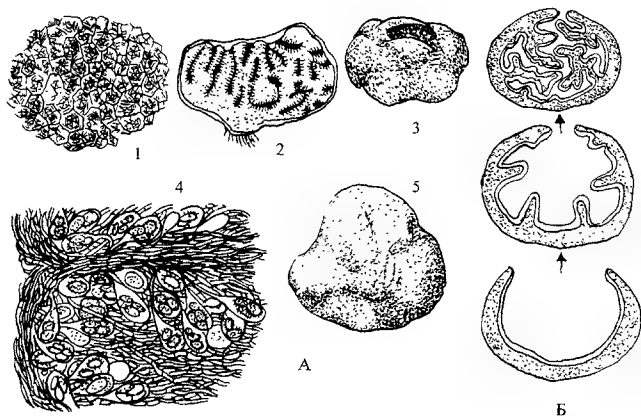


Рис. 73. Аскомы трюфельных грибов (порядок *Tuberales*): А 1, 3, 5 – внешний вид аском, 2 – на разрезе аскомы видны полости, на поверхности которых располагается гименальный слой; 4 – гименальный слой с сумками и многочисленными паразитами[34]; Б – схема формирования аском трюфельных грибов [56]

Глава 7 БАЗИДИОМА

Базидиома — то же что и базидиокарп карпофор, плодовое тело базидиальных грибов специализированное талломное образование из функционально дифференцированных тканей, несущее базидии

Базидия — спорогенная клетка или орган в котором завершается половой процесс и образуются экзогенно базидиоспоры

7.1 Таина рождения базидиомы

Органов, в которых происходит половой процесс наподобие архикарпа и ангеридия сумчатых грибов, у базидиомицетов нет. В половом процессе типа соматогамия участвуют два гаплоидных или первичных

мицелия. При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары дикарионы, которые при образовании новых клеток делятся синхронно и вновь образующийся мицелий всегда содержит дикарионы. Кроме того, гаплоидные ядра могут сливаться в гетерокаритическом мицелии, образуя диплоидные ядра, при этом некоторые из них являются гетерозиготными. В диплоидном ядре хромосомы могут ассоциировать между собой с прохождением кроссинговера. Иногда после этого вновь возникают гаплоидные ядра генетически отличные от исходных. Эти новые гаплоидные ядра потом опять могут участвовать в гетерокаритических комбинациях. Такое явление у грибов названо парасексуальным циклом и характерно для многих групп грибов, в том числе и для базидиальных. Генетический эффект парасексуального цикла аналогичен результату истинного полового цикла, но ход иной. Итогом всех этих процессов является образование базидий. Передача ядерного содержимого при образовании новой клетки базидиальных грибов происходит в дополнение к долиповорой септе при помощи специальных каналов — пражек, которые соединяют вновь образующуюся клетку с материнской в обход септы. Пращки у базидиальных грибов играют роль крючка, который у сумчатых грибов образуется загибом вершины делящейся дикариотической клетки (см. рис. 40). Период жизни гаплоидного мицелия в цикле развития базидиального гриба очень короткий. После прорастания базидиоспор и плазмогамии первичных мицелиев все последующее существование таллома базидиального гриба проходит в стадии дикариона. У сумчатых грибов наиболее протяженна гаплоидная стадия, дикариотическая — короткая. Таким

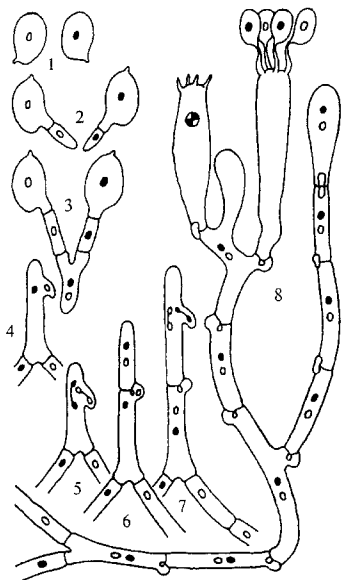


Рис 74. Цикл развития базидиомицета [59] 1 — споры; 2 — первичный (гаплоидный) мицелий; 3 — вторичный (дикариотический) мицелий; 4, 5, 6, 7 — роль пражек в передаче ядерного содержимого при делении гиф; 8 — развитие базидий, завершение полового процесса в них (кариогамия мейоз и митоз) и образование экзогенно на стеригмах базидиоспор

образом аскомы сложены двумя типами гиф — гаплоидными и дикариотическими, последние принимают участие в формировании только плодущей части (рис 41). Базидиомы сложены в основном дикариотическими гифами (рис 74, 75)

Формирование грибных тканей базидиом идет за счет видоизменения генеративных (дикариотических) гиф зачастую теряющих плазменное содержимое. Такие гифы выполняют роль — либо

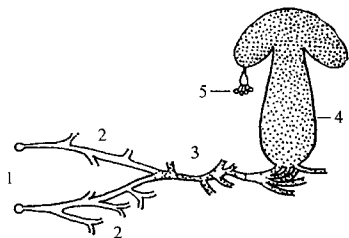


Рис. 75. Цикл развития шляпочного базидиального гриба [34]: 1 — базидиоспоры; 2 — гаплоидный мицелий; 3 — дикариотический мицелий 4 — плодовое тело; 5 — базидия с базидиоспорами

случаях от времени образования примордия до образования плодового тела проходит от нескольких часов до нескольких недель, в зависимости от биологических особенностей вида и погодных условий. В примордии уже заложено все, что касается формирования макро- и микроструктур плодовых тел (рис. 76)

защитных, либо запасных, либо проводящих и являются третичными в отличие от гаплоидных первичных и дикариотических — вторичных

Характер роста мицелия Мицелий после прорастания спор и плазмогамии первичных мицелиев развивается во всех направлениях по радиусу. Плодовые тела образуются по внешней стороне грибоныши по кругу. Такие скопления плодовых тел грибов у разных народов признавались магическими, колдовскими и назывались "ведьмиными кругами". В местах образования будущих плодовых тел мицелий грибов ветвится, уплотняется до небольших плотных комочков не более 2 мм в диаметре. Эти образования носят названия *примордиев* — зачатков плодовых тел. Примордии являются покоящимися структурами способными переносить длительное воздействие неблагоприятных факторов среды. В других



Рис. 76. Расположение в почве мицелиальных тяжей (ризоидов), примордиев на них и базидиом образующих "ведьмины круг", "ведьмины кольца": ПТ — базидиомы (плодовые тела) П — примордии Р — ризоиды мицелиальных тяжей мицелий (ориг.)

Продолжительность жизни таллома грибов и плодовых тел Продолжительность жизни таллома грибов зависит от многих факторов как биологического так и абиотического характера. Зачастую она ограничивается пределами или объемом субстрата, на котором обитает гриб, и использует его в качестве пищи. Обычно отдельные виды используют определенный состав органических веществ, на которые запрограммирован их ферментный аппарат. Остальную органику используют другие виды грибов с иным направлением обмена, поэтому в природе существует сукцессия (смена) видов и состава грибных группировок на субстратах. Кроме того на развитие грибных группировок и отдельных видов влияют погодные условия.

Грибница (субстратный мицелий) живет очень долго при условии непрерывного функционирования биогеоценозов целостности и восполняемости составляющих его компонентов таких как живая биомасса растений и животных а также опада, отпада почвы. Опад формирует лесную подстилку. Опад пополняет почву и подстилку крупными древесными отходами. Грибы обитают на всей этой органике осуществляя ее разрушение (разложение) до простых соединений которые вновь используются в круговороте вещества и энергии биогеоценозов. Биологически обусловлено, что грибница, в случае наступления неблагоприятных для роста и развития периодов, может переходить в состояние покоя или анабиоза и прекращать рост и развитие. Такая особенность развития, с периодами покоя, характерна для субстратной части таллома грибов. Науке известны случаи продолжительности жизни грибов в пределах 600-700 лет и более. Например, такая продолжительность жизни отмечена для гумусного сапротрофа травянистых пространств американских прерий – дождевика гигантского (*Langermania gigantea*).

В отличие от субстратного мицелия плодовые тела базидиомицетов в большинстве случаев короткоживущие. Особенно это касается мягкомясистых макромицетов из группы порядков агарикоидных грибов. Продолжительность жизни базидиом некоторых эфемерных навозниковых грибов 1,5 – 2 ч. Продолжительность жизни базидиомы красного мухомора, после закладки примордия и начала развития последнего до гибели базидиомы, – 1,5 – 2 месяца, в наземном пребывании около 2 – 3 недель. В отличие от базидиом агарикоидных грибов, многие базидиомы гетеробазидиальных грибов, такие, как оксидия железисто-опушенная (народное название – “ведьмино масло”), могут многократно впадать в анабиоз, высыхая до состояния ломкой корочки, опять оживать после наступления дождливой погоды, и так в течение всего вегетационного периода возможно на протяжении нескольких лет пока пригоден субстрат.

В силу особенностей строения гифальной системы базидиомы многих трутовых грибов многолетние. Она сложена несколькими типами гиф, кроме генеративных, образующих гимениальный слой. Эти гифы быстро теряют плазменное содержимое, становятся толстостенными и зачастую окрашенными, некоторые теряют перегородки. Такие гифы выполняют механическую роль. Трама базидиом и частично трама гименофора, образуемая этими гифами, играют в базидиомах трутовых грибов роль матрицы, через межгифальные пространства которой прорастает генеративный мицелий образуя гимениальный слой всякий раз в продолжение предыдущего. За вегетационный период образуется 1 – 2 слоя. Многолетние плодовые тела трутовых грибов от этого становятся слоистыми и по ним можно определить примерный возраст базидиомы.

Микромицеты и макромицеты. Грибы, имеющие микроскопически малые размеры таллома и плодовых тел, относятся к условной группе – *микромицеты*. К базидиальным микромицетам относятся полностью виды подкласса *Teliosporomycetidae* некоторые *Heterobasidiomycetidae* и небольшая группа *Holobasidiomycetidae*. Последние характеризуются простейшей формой организации таллома, напоминающей таковую у тафриновых грибов (пор *Taphrinales*). Эта группа представлена экзобазидиальными (пор *Exobasidiales*) грибами. Для них характерно расположение спорогонных клепок почти гимениальным слоем на тканях растения и на субкуломе (рис. 77).

Все грибы, имеющие крупные плодовые тела, относятся к условной группе – *макромицеты*. Как сумчатые, так и базидиальные грибы в ходе эволюции выработали огромную дифференциацию таллома. Кроме субстратного и воздушного мицелия, часть их таллома пошла на формирование плодовых тел. Плодовые тела аскомицетов – это, по существу, дифференцированная на ткани строма, несущая гимениальный слой. Только у сумчатых грибов все звенья возникновения и эволюционного развития макроаском прослеживаются достаточно четко. И лишь немногие базидиомицеты в цикле развития имеют строуму. У подавляющего большинства базидиальных макромицетов формирование плодовых тел происходит непосредственно на мицелии.

Отдельные систематические группы сумчатых и базидиальных грибов имеют близкие по форме плодовые тела. Например, некоторые дисковидные гетеробазидиомицеты и сумчатые дискомицеты имеют морщинистый гименофор, или рогатиковые грибы и небольшая группа сумчатых ксилариевых грибов со сложной, кустистой формы плодовыми телами, или гипогейные гастеромицеты и трюфельные грибы имеющие желвакообразные плодовые тела. В первом случае за счет морщинистого гименофора увеличивалась площадь гимения во втором — площадь стромы увеличивалась за счет ветвления при этом в строме размещается большее количество микроскопических плодовых тел — перитециев. В третьем случае форму плодовых тел обуславливает гипогейный образ жизни

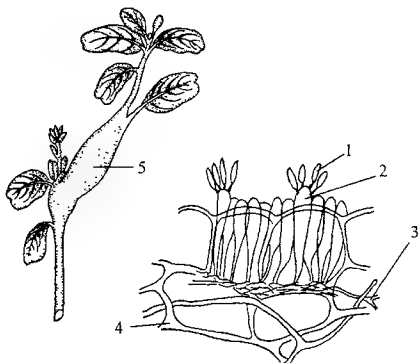


Рис. 77 *Exobasidium vaccinii*. Внешний вид (5) и расположение мицелия гриба в тканях пораженного растения 1 — базидиоспоры 2 — базидии; 3 — мицелий, 4 — стенки поврежденных клеток брусники [55]

7.2 Классификация базидиомицетов по строению базидии

Естественная классификация базидиальных грибов основана на строении спорогенного органа — базидии а также на расположении базидий в талломе гриба или непосредственно на мицелии, или на специально организованных для этого плодовых телах. В последнем случае особенности строения и развития плодовых тел имеют решающее значение.

Строение базидии. Базидия — орган полового спороношения базидиальных грибов. В базидии завершается половой процесс: кариогамия, мейоз, митозы — с образованием гаплоидных базидиоспор. Споры образуются экзогенно на внешней стороне базидии, на специальных выростах — стеригмах. Внутри стеригм находится канал, по которому содержимое будущей споры перетекает из базидии. Количество стеригм (спор на одной базидии) — важный диагностический признак. На базидии образуется чаще четное (2–4) или нечетное число спор от одной до немногим более 10. Кроме того, базидия может быть одноклеточной либо иметь перегородки и быть сложной по своему строению. Одноклеточная базидия, или холобазидия, характерный признак подкласса *Holobasidiomycetidae*. Септированные базидии, или фрагмобазидии — неотъемлемый признак подклассов *Heterobasidiomycetidae* и *Teliomoromycetidae* (рис. 78).

Строение фрагмобазидии. Строение фрагмобазидии значительно сложнее холобазидии. Особенно это касается строения базидий видов подкласса *Heterobasidiomycetidae*, которые могут быть одноклеточными и многоклеточными. Чаще всего у холобазидий таких групп грибов получили гиперразвитые стеригмы, придав строению базидии своеобразную форму (рис. 78–5, 10). В базидии гетеробазидиального гриба обычно различают про-, гипо- и эпибазидии. Настоящие, четко выраженные гипо- и эпибазидии встречаются лишь у порядка *Auriculariales* (рис. 79). У остальных гетеробазидиальных грибов так называемые эпибазидии являются, по сути, стеригмами, которые сильно изменились по величине и форме. Особенности строения базидии используются при определении порядков гетеробазидиальных грибов.

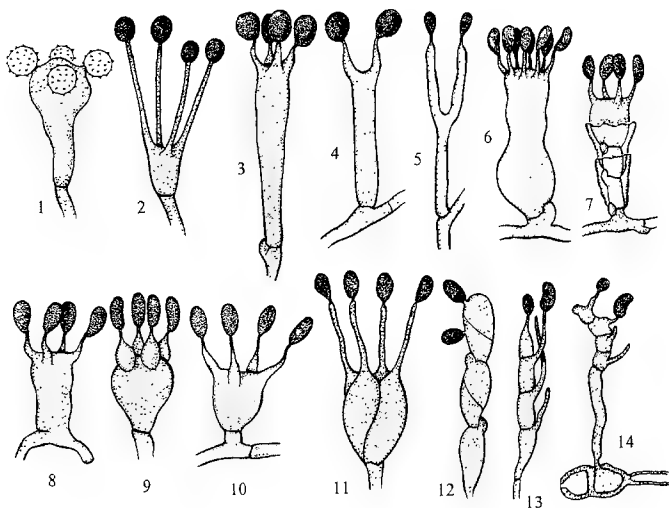


Рис 78. Строение холобазидий (1-10) и фрагмобазидий (11-14) [61]. 1 – булавовидная, споры почти сидячие (*Astralus*, *Sclerodermatales*); 2 – булавовидная с длинными стеригмами (*Bovista*, *Lycoperdales*); 3 – узкобулавовидная с пряжкой в основании (*Oudemansiella*, *Agaricales*); 4 – почти цилиндрическая с согнутыми короткими стеригмами (*Clavulina*, *Aphyllorphorales*); 5 – цилиндрическая с двумя крупными цилиндрическими стеригмами (*Dacrymyces*, *Dacrymycetales*); 6 – урноподобная (*Sistotrema*, *Gasteromycetes*); 7 – пролиферирующая (прорастающая внутри других гиф) (*Repetobasidium*, *Heterobasidiomycetidae*); 8 – базидия сидячая цилиндрическая (*Henasma*, *Heterobasidiomycetidae*); 9 – шаровидная с крупными стеригмами, отделенными от базидии перегородками (*Tulasnella*, *Heterobasidiomycetidae*); 10 – широкобулавовидная с крупными стеригмами (*Ceraobasidium*, *Heterobasidiomycetidae*); 11 – яйцевидная продольно-септированная с длинными цилиндрическими стеригмами (*Exidia*, *Tremellales*); 12 – шаровидные в цепочках, с продольными перегородками (*Sirobasidium*, *Tremellales*); 13 – четырехклеточная с поперечными перегородками (*Hirneola*, *Auriculariales*); 14 – телеитоспора проросшая фрагмобазидией (*Puccinia*, *Uredinales*)

Строение холобазидий В строении холобазидии выделяют несколько особенностей. По форме холобазидии могут быть булавовидными – имеющими форму булавы, закругленными и расширенными в верхней части, урноподобными и расширенными в нижней части и сужающимися наподобие горлышка кувшина в верхней; утриформными – мешковидными. Толщина стенок базидий может быть толстой и тонкой. Базидии с сильно утолщенными стенками называют крассобазидиями. Размеры и форма базидий

хороший признак для разграничения многих видов и групп базидиальных грибов. При этом учитываются, кроме формы базидий, ее ширина и длина, а для некоторых групп (сем. *Hygrophoraceae*) и соотношение длины спор и базидий. Для некоторых групп и видов в определительных таблицах отмечается величина стеригм а также наличие пряжки в основании базидии

7.3 Тип развития базидиом холобазидиомицетов

Важнейшим разграничительным признаком холобазидиомицетов, имеющих плодовые тела является *тип развития плодовых тел*. Под типом развития подразумеваются то как происходит в онтогенезе отдельных групп и видов развитие гимениального слоя от момента закладки в примордиях до полного созревания спор. Визуально это может быть отмечено наличием перидия или общего и частного покрывала, а также генезисом (происхождением) последнего. Ниже приводятся сведения о нескольких типах развития плодовых тел [12]

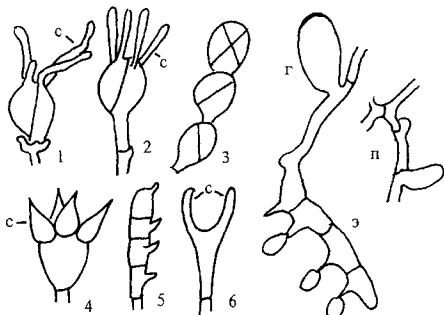


Рис 79 Строение базидий гетеробазидиомицетов [42]: 1 2 – тремеллоидные головчатая и с базальной ножкой; 3 – тремеллоидные в цепочке; 4 – туласеллоидная; 5 – аурикулярноидная; 6 – дакримицетоидная п – пробазидия г – гипобазидия, э – эпибазидия (собственно базидия), с – стеригмы

1 *Гимнокарпный тип развития* гимениальный слой с самого начала и до созревания спор развивается открыто без защиты какими-либо покровными структурами

2 *Ангиокарпный или эндогенный*, тип развития – плодовое тело открывается только после созревания спор. Гимениальный слой защищен от неблагоприятных воздействий на всем протяжении развития базидиомы или хотя бы на каком-либо его этапе

3 *Гемангиокарпный* тип развития плодового тела – гимениальный слой вначале прикрыт покровными образованиями, а затем до созревания спор становится открытым

4 *Псевдоангиокарпный*, или вторично ангиокарпный – гимениальный слой закладывается открыто, но очень скоро закрывается частным покрывалом образующимся из гиф края шляпки или поверхности ножки.

Таким образом на основании двух признаков положения базидии в талломе (наличие гимениального слоя) и типа развития плодовых тел виды подкласса холобазидиомицетов подразделяются на группы: экзобазидиальные (пор. *Exobasidiales*) – виды имеющие примитивный гименин (протогимений), но не имеющие плодовых тел и группа видов имеющих гимениальный слой – *гименомицеты*. У гименомицетов гимениальный слой расположен на плодовых телах на специально организованной для этого ткани называемой *гименофором*. По типу развития плодовых тел гименомицеты делятся на несколько групп.

Диаметрально противоположными являясь два типа развития плодовых тел – гимнокарпный и ангиокарпный. Первый свойствен видам порядка афиллофоровых (*Aphylophorales*), второй характерен для видов группы порядков Гастеромицеты. Между ними располагается группа так называемых агариконных грибов (пор. *Agaricales* s.l.). Она включает в свой состав четыре порядка: полипоровые (*Polyporales*), болетовые (*Boletales*), агариковые (*Agaricales*), сыроежковые (*Russulales*). Эта группа характеризуется разнообразием типов развития плодовых тел. Для немногих групп тип развития довольно хорошо изучен и дано описание происхождения и развития покровных тканей. На этом основании выделено еще несколько разновидностей типа развития. Далее каждая группа характеризуется комплексом признаков характерных исключительно для нее (табл 15)

Таблица 15

Ключ для определения подклассов и порядков базидиальных макромицетов

1. Базидиомы студенистые или хрящевато-роговидные, при сухой погоде ссыхающиеся, в воде опять становятся студенистыми с центральной ножкой или без ножки. Обычно на пнях и ветвях, валеже. Гименофор гладкий, складчатый или редко шиповидный. Базидии септированные или нет в последнем

- случае – с крупными стеригмами. Споры одно-, многоклеточные, окрашенные или нет *Heterobasidiomycetidae* – студенистые, или дрожалковые грибы
2. Тип развития базидиом гимнокарпный – гимениальный слой с самого начала и до созревания спор развивается открыто, без защиты какими-либо покровными образованиями. Гифальная система плодовых тел полимитичная. Споры окрашены или нет часто с орнаментированным эписпорием и амилоидным экзоспорием всегда одноклеточные Базидиомы многолетние или нет. Консистенция мякоти пробковая, деревянистая, жесткомясистая, реже мясистая. Базидиомы окрашены или нет. По форме могут быть резупинатными, распростерто-отогнутыми, шляпковидными, сидячими, плоскими, шляпелевидными, копытовидными, черепитчатыми, веерообразными, с центральной, эксцентричной или боковой ножкой или без ножки Кроме того форма базидиом может быть кораллообразной, булавообразной, чашевидной. Гименофор жесткопластинчатый, дедевидный, лабиринтообразный, жесткотрубчатый, пористый, гладкий, жилковатый, шпильковидный, бородавчатый, зубчатый. На земле, растительных остатках, живых деревьях. Трофические группы – сапротрофы, паразиты, симбиотрофы порядок *Aphyllphorales* – Афиллофоровые, или трутовые, грибы
- 3 Базидиомы гипогейные (подземные) или эпигейные (наземные). Тип развития базидиом ангиокарпный. Гименофор защищен от неблагоприятных воздействий среды на всем протяжении жизни базидиомы или в молодом возрасте хорошо развитыми покровными структурами, образующими перидий или общую оболочку базидиомы. Споры образуются в плодущей части называемой глеей, внутри базидиомы под прикрытием перидия Глея сложена многочисленными изолированными друг от друга либо объединенными вместе локулами (камерами) различной конфигурации и расположения. Стенки камер условно называют пластинками Они могут быть желатинозными и полностью расплываться ко времени созревания спор, или нести толстостенные гифы капиллиция (который сохраняется в глее после созревания спор); или trama пластинок сохраняется и не содержит капиллиция. Базидии на пластинках (на стенках камер) располагаются лучками или образуют гимениальный слой. У высокоорганизованных групп грибов гимениальный слой расположен на стенках локул образующих трубчатый, решетчатый, ветвистый, или на гименофоре в верхней части глеи на колумелле. Колумелла и рецептакул после разрыва перидия в нижней части продолжают в ножку, выносят плодущую головку вверх освобождая от перидия В таком случае развитие спор завершается экзогенно. Сапротрофы, симбиотрофы. На почве, растительных остатках, под землей группа порядков *Gasteromycetes* – Гастеромицеты
4. Типы развития базидиом разнообразны от гимнокарпного до ангиокарпного со множеством переходных форм. Базидиомы мягкомясистые, короткоживущие. Форма шляпочная с ясно выраженной центральной боковой либо резупинатной ножкой, иногда вовсе без нее. С общим или частным покрывалом или без того и другого. Гименофор трубчатый, пористый, сетчатый, извилистый, почти складчатый. У большей части пластинчатый Всегда расположен на нижней стороне шляпки. Хорошо отделен от мякоти шляпки или нет. Строение мякоти (трамы) гименофора и базидиомы гомеомерное или гетеромерное В последнем случае trama содержит гнезда округлых клеток – сфероцист Споры одноклеточные, окрашенные или нет, амилоидные или нет Покровные ткани хорошо выражены образуют кулис, иксокутис, триходермис, иксотриходермис, эпикутис. Гимениальный слой расположен на специально организованной для этого части базидиом – гименофоре, образован нарисадным слоем одно-, четырехспоровых базидий и стерильных клеток – базидиол и цистид различного происхождения Сапротрофы, паразиты, симбиотрофы. На земле, растительных остатках, живых деревьях группа порядков *Agaricales s.l.* – Группа порядков Агарикоидные грибы

7.4 Базидиомы афиллофоровых грибов (порядок *Aphyllphorales*)

7.4.1 Микроструктуры базидиом и систематические группы

Афиллофоровые грибы отличаются от других гименомицетов сложностью устройства гифальной системы. Она может состоять из нескольких типов гиф. К настоящему времени в гифальной системе афиллофоровых грибов выделяют до 5-6 типов гиф, но чаще три генеративные, скелетные и связывающие [19, 5]

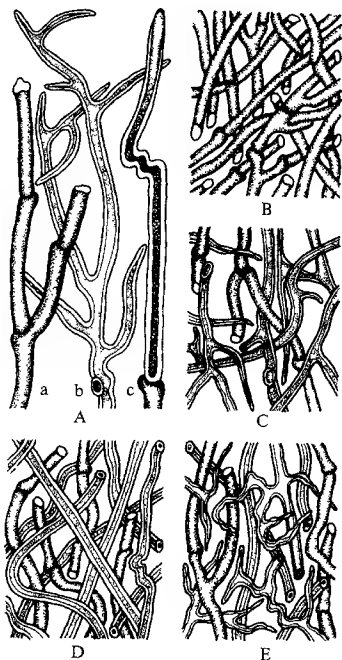


Рис 80. Различные типы гифальной системы и типы гиф афиллофоровых грибов [58]. А – типы гиф а – генеративные; б – связывающие, с – скелетные; В – монотипичная гифальная система с генеративными гифами; Д – димитичная гифальная система с генеративными и скелетными гифами; С – димитичная гифальная система, с генеративными и связывающими гифами; Е – тримитичная гифальная система с генеративными скелетными и связывающими гифами

Наличием одного двух и более типов гиф афиллофоровых грибов. Если плодовые тела состоят только из генеративных гиф система называется *монотипической*, если из генеративных и скелетных или из генеративных и связывающих – *димитической*. Если в плодовых телах гифальная система представлена тремя типами гиф она называется *тримитической*. Однако эта довольно простая “классическая” система дифференциации гиф не охватывает всего разнообразия. Она не всегда оказывается достаточно четкой, поэтому в сложных случаях некоторые специалисты предлагают использовать более общее деление на генеративные и вегетативные (скелетные и связывающие) гифы, и тогда тип гифальной системы можно рассматривать как *монотипический* и *гетеромитический*. Тип гифальной системы плодовых тел – характерный и

Генеративные, дикариотические или вторичные, гифы происхождением своим обязаны слиянию гиф первичного мицелия. Они тонкостенные, ветвящиеся с нежелатинозными субжелатинозными или желатинозными стенками, сильно разбухающими при увлажнении с пряжками или без пряжек, дающие начало субгимениальным веточкам несущим базидии (рис 80). Кроме того генеративные гифы развиваются первыми и служат исходным материалом для дифференцировки других типов гиф. Это гифы неограниченного роста, зачастую с анастомозами. Иногда генеративные гифы имеют вторично утолщенные стенки и в этом случае приобретают сходство со скелетными гифами. Отличить их можно по наличию прямых переходов от тонкостенных к толстостенным гифам и наличию перегородок.

Скелетные гифы – это толстостенные гифы, неограниченного роста развивающиеся из генеративных гиф в зоне роста, как правило совсем не ветвящиеся или с дихотомически разветвленными концами, без перегородок или с отдельными ложными перегородками. Толстостенность и отсутствие плазменного содержимого указывают на механическую функцию этих гиф в базидиоме. Появляются они не сразу а после некоторого периода роста и развития генеративных гиф. Таа как скелетные гифы развиваются в зоне роста и имеют неограниченный рост их всегда можно видеть в растущем крае плодовых тел. Скелетные гифы обуславливают пробковую консистенцию плодовых тел трутовых грибов.

Связывающие гифы имеют ограниченный рост, сильно ветвятся как правило имеют утолщенные стенки ярко коричневого цвета, часто извитые, как и скелетные гифы; быстро теряют плазменное содержимое и выполняют в базидиоме механическую функцию. Иногда они дают на уровне базидий от 3 до 8 толстостенных ответвлений – лучей без перегородок и пряжек.

устойчивыми для данного вида признак. В то же время тип гифальной системы определяющий консистенцию плодовых тел, обусловлен приспособлением видов к условиям окружающей среды, т.е. является элементом приспособительной эволюции [5].

Консистенция мякоти плодовых тел афиллофоровых грибов напрямую зависит от строения их гифальной системы от количественного соотношения гиф разных типов и характера расположения их в базидиоме. Например у гименохетовых (сем. *Hymenochaetaceae*) с мономитической и димитической гифальной системой плотное параллельное расположение толстостенных гиф обуславливает деревянистую консистенцию базидиом – *Phellinus igniarius*, несколько более рыхлое переплетающееся расположение пробково-деревянистую консистенцию – *Ph. conchatus* и т.д.

Виды семейства стереевых (сем. *Stereaceae*) грибов, которые имеют резупинатные плодовые тела с пленчатой консистенцией мякоти, плотно приросшие к субстрату состоят только из гимениального слоя с плохо различимыми гифами. В распростерто-отогнутых плодовых телах мягкопленчатой консистенции обычно различают два слоя – гимениальный и базальный. При этом гифы базального слоя, рыхло переплетаясь, образуют ячейки. Благодаря этому базидиомы быстро поглощают алагу сильно увеличиваясь в размерах, и становятся губчатыми. Восково-хрящеватые распростерто-отогнутые базидиомы состоят из трех слоев. Гифы срединного слоя плотно переплетены и расположены радиально или параллельно субстрату имеют желатинозные либо субжелатинозные оболочки и также разбухают при увлажнении. Распростерто-отогнутые и шляпковидные плодовые тела мягкокожистой консистенции характеризуются отсутствием или слабым развитием коркового слоя а гифы волосков отходят от срединного слоя, состоящего из плотно переплетенных, расположенных параллельно субстрату, генеративных и скелетных гиф. Жесткокожистые распростерто-отогнутые и шляпковидные плодовые тела стереевых грибов отличаются развитием трех слоев, причем срединный слой образован генеративными и плотно сплетенными скелетными гифами, расположенными параллельно субстрату а корковый слой состоит из плотно переплетенных, расположенных параллельно субстрату толстостенных скелетных гиф, покрытых красновато-бурым аморфным веществом (*Stereum hirsutum*) [19].

Вкус и запах мякоти. Немаловажное значение в определении грибов имеют вкус и запах мякоти. Этот признак работает на видовом и родовом уровнях. Об этом надо помнить и всегда отмечать при описании образцов.

Окраска базидиом, в том числе и ткани, и ее изменение на воздухе при нарушении целостности базидиом – хороший диагностический признак. Для афиллофоровых грибов наиболее характерной окраской ткани является темно-бурая, рыже-бурая, бурая или иная.

Базидии. Форма базидий имеет таксономическое значение в разграничении крупных систематических групп. У афиллофоровых грибов встречаются базидии разной формы – булавиные, утриформные, цилиндрические и др. Значение имеет размер базидии, большей частью в качестве видового признака. Однако для многих групп из-за трудности наблюдения, характеристика базидий теряет свое значение. Гораздо большее значение имеют различные стерильные элементы строения гимениального слоя и трамы.

Стерильные элементы гимения и трамы. Стерильные элементы гимения у афиллофоровых грибов чрезвычайно разнообразны, как разнообразно и их происхождение. Появление и развитие таких элементов связано со строением гифальной системы. Слагающие траму базидиом различного типа гифы могут завершаться в гимениальном слое или в траме образованием различных стерильных структур. Одни развиваются из окончаний субгимениальных веточек рядом с базидиями. Это гимениальные цистиды, глеоцистиды, базидиолы, цистидиолы, везикулы, дендрогифиды, акантогифиды. Другие являются окончанием толстостенных скелетных гиф срединного иногда базального слоя. Это траматические цистиды, псевдоцистиды, акантофизы (рис. 81).

Гимениальные цистиды бывают тонкостенными, толстостенными или с желатинозными разбухающими стенками либо покрыты мелкозернистой бесцветной инкрустацией, окрашенные или нет (рис. 82). На рисунке показаны внешне очень похожие цистиды но разного происхождения – гимениальные и траматические.

Глеоцистиды могут быть узковеретеновидными, округлыми, грушевидными, мешковидными или неправильной формы, расширенными в средней части и суженными к основанию и вершине. Они заполнены бесцветным или желтоватым маслянистым содержимым, сильно преломляющим свет.

Дендрогифиды сильно разветвленные окончания генеративных гиф образуют сплошной слой над базидиями, окрашенные или нет.

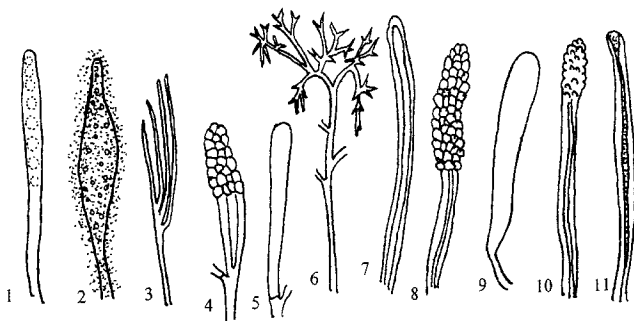


Рис 81. Стерильные элементы базидиом стереумовых грибов. 1, 2 – глеоцистиды; 3 – цистидиолы; 4 – 5 – гимениальные цистиды; 6 – дендрогифиды; 7, 8, 9 – траматические цистиды; 10 – акантофизы; 11 – псевдоцистиды [19]

Базидиолы – развиваются из окончаний субгимениальных веточек и не отличаются по размерам от молодых базидий. У некоторых стереумовых грибов базидиолы имеют пальчатые выросты. Псевдоцистиды образуются у некоторых групп афиллофоровых грибов. Они толстостенные и заполнены бесцветным или окрашивающимся на воздухе содержимым. Визуально это можно обнаружить при пальпации гимениального слоя, при нарушении стенок псевдоцистид остаются бурые пятна. Псевдоцистиды аналогичны млечным гидам характерным для других групп базидиальных грибов. Они играют роль проводящих структур. Псевдоцистиды оканчивающиеся пальчатыми выростами по всей длине или на отдельных участках называются акантофизами. Обычно акантофизы покрыты толстым слоем желто бурого аморфного вещества.

Траматические цистиды – толстостенные и различаются по форме, окраске, размерам, часто инкрустированы кристаллами или аморфным веществом.

Наиболее легко определяемыми стерильными элементами трамы и гимениального слоя афиллофоровых грибов являются щетинки. Они характерны для видов семейства гименохетовых грибов (сем. *Hymenochaetaceae*). **Щетинки** – особые толстостенные выросты скелетных, или генеративных, гиф, которые развиваются в субгимении и выступают между базидиями. С точки зрения диагностики, имеют значение форма и размеры щетинок (рис. 83). По форме различают прямые, шиловидные, конусовидные со вздутым основанием или согнутые коттевидные. Щетинки иногда встречаются на поверхности шляпок в волосках опушения.

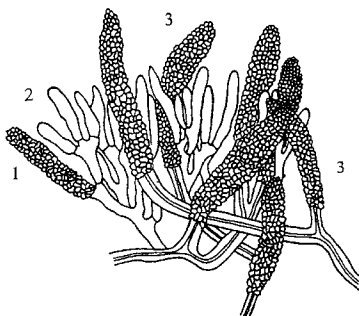


Рис 82. Схожая форма цистид различного происхождения у стереумовых грибов [19]: 1 – цистиды, образованные генеративными гидами из окончаний субгимениальных веточек; 2 – незрелые базидии; 3 – траматические цистиды, возникшие на окончании скелетных гиф

7.4.2. Макроструктуры базидиом и систематические группы афиллофоровых грибов

В настоящее время выделение систематических групп афиллофоровых грибов строится с обязательным учетом микроскопических структур базидиом не только спор и базидий, но и стерильных элементов гимения и трамы. Строение гименофора и базидиом в целом имеет значение на родовом уровне. Применяемая ранее классическая система

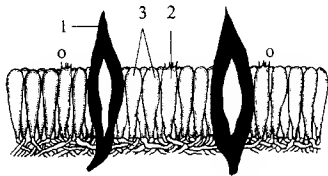


Рис. 83. Строение гимениального слоя гименохетовых грибов [58]: 1 – щетинки; 2 – базидии; 3 – базидиолы

афиллофоровых (трутовых) грибов строилась на признании ведущими признаками формы плодового тела и гименофора. Классическим примером конвергентности развития плодовых тел разных систематических групп и семейств может служить развитие гладкого бородавчатого и игольчатого гименофора. Семейство ежовиковых грибов (сем. *Hydnaceae s.l.*), выделенное ранее по наличию игольчатого или бородавчатого гименофора, оказалось сборным формальным в систематическом отношении [38]. В результате углубленных микроскопических и биохимических исследований объем и содержание семейства собственно ежовиковых грибов (сем. *Hydnaceae s.str.*) было уменьшено до нескольких видов, что составило примерно сотую часть грибов с ежовиковым гименофором. Остальные распределились по нескольким семействам. Из них наибольшее количество вошло в состав телефоровых грибов (сем. *Telephoraceae*), в мякоти базидиом которых найдено весьма специфическое соединение – телефоровая кислота [34].

Типы базидиом афиллофоровых грибов. Афиллофоровые грибы – в основном сапротрофы на древесине, некротрофные паразиты (на живых деревьях), гумусные сапротрофы и небольшая группа – напочвенные микоризные симбиотрофы. С учетом консистенции ткани формы плодовых тел продолжительности жизни, экологической принадлежности афиллофоровые грибы подразделяются на две условные группы: *жестко-, твердо-, кожистомясистые* и *однолетние мягкомясистые*. Первая группа включает в себя виды как с однолетними так и многолетними плодовыми телами. Вторая объединяет виды, обитающие на почве, элементах подстилки, полуразрушенной и разрушенной древесине и характеризуется в основном шляпковидными, с ножкой или без нее базидиомами, живущими один вегетационный период (рис. 84). У афиллофоровых грибов выделяют пять типов плодовых тел: *резупинатные, распростерто отогнутые, сидячие, дифференцированные на шляпку и ножку*, а также *клавариоидные* [34].

Наиболее упрощенная форма плодового тела – *распростертая* по субстрату, сохраняющаяся во всех стадиях развития плодового тела. Такие базидиомы растут всей периферической частью более или менее равномерно, но не достигают больших размеров. Иногда происходит слияние таких базидиом, обитающих рядом на одном субстрате. Почти одновременно с развитием плодового тела происходит и развитие гименофора на нем. Он покрывает сплошь всю поверхность базидиом, или периферическая часть остается бесплодной, стерильной. Она может быть войлочной, мучнистой, пленчатой и т.д. Обычно часть базидиомы, находящаяся в соприкосновении с субстратом, называется подстилкой. Все эти особенности плодового тела являются систематическими признаками, характеризующими тот или иной вид (рис. 85).

Распростерто-отогнутые плодовые тела – следующая форма эволюционного развития резупинатных плодовых тел. В зрелом состоянии распростертые вначале плодовые тела периферической частью отделяются от субстрата с образованием зачаточной шляпки, с внешней стороны которой формируются кожица или иные покровные структуры (рис. 86). Обычно формирование гименофора таких плодовых тел идет от центра, и края отогнутых частей могут оставаться стерильными или быть покрыты гименофором.

Разрастание внутренней трамы отогнутых плодовых тел приводит к формированию *сидячих* плодовых тел гименофор которых может далеко сбегать по подстилке или конусообразной, как бы срезанной части шляпки. При этом шляпка может принимать конусообразную, консоловидную форму

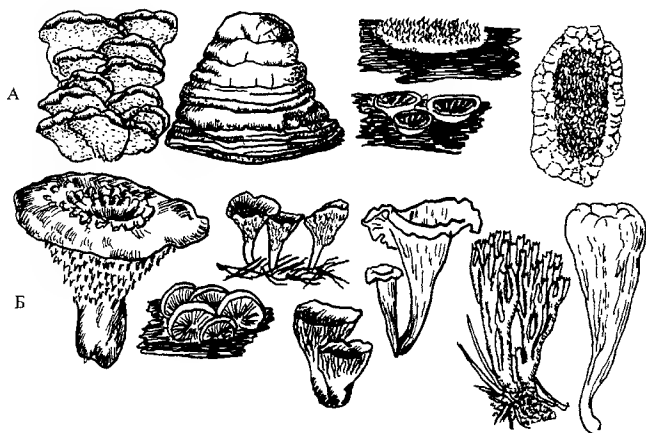


Рис. 84 Разнообразие базидиум грибов порядка *Aphyllophorales*. А – группа видов с твердомясистыми кожистыми и пленчатými базидиомами, Б – группа видов с мягкомясистыми однолетними базидиомами

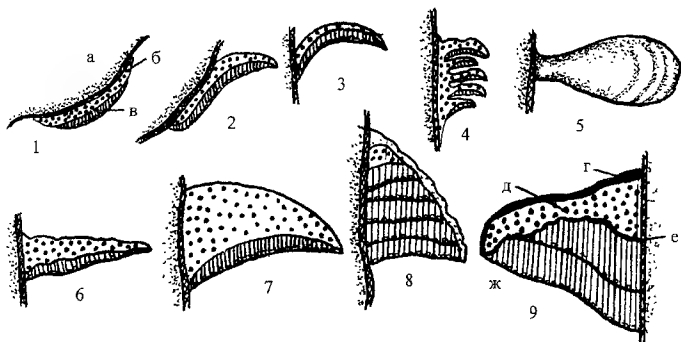


Рис. 85 Форма и строение плодовых тел твердомясистых афиллофоровых (трутовых) грибов [3]: 1 – распростертое (а – субстрат, б – подстилка в контактной зоне между субстратом и трамой (мякотью), в – гименофор) 2 – распростерто-отогнутое; 3 – отогнутое, раковиннообразное 4 – черепитчатое; 5 – шпательвидное; 6 – сидячее плоское; 7 – сидячее подушковидное; 8 – копытовидное, 9 – разрез многолетнего плодового тела (г – корковый слой, д – трама, е – "черная линия" из желатинозных гиф между трамой и гименофором ж – трубчатый слоистый гименофор)

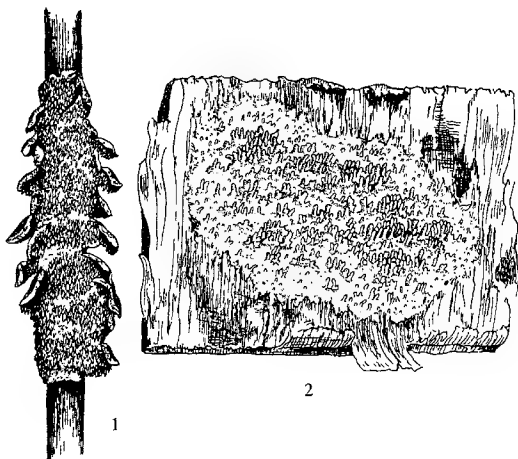


Рис. 86. Распростерто-отогнутые (1 — *Irpex lacteus*) и распростертые (2 — *Sarcodontia subochraceae*) жестко-мясистые базидиомы афиллофоровых грибов [38]

Разрастание боковой трамы отогнутой шляпки может также приводить к формированию зачаточной или хорошо развитой ножки, на которой шляпка оказывается отодвинутой от субстрата. Этим создаются лучшие условия распространения спор.

Перечисленные типы плодовых тел, однолетних или многолетних (с многослойным гименофором), встречаются у собственно трутовых грибов обитающих на древесине. Их гименофор всегда обращен вниз.

Шляпковидные плодовые тела с центральной, боковой или эксцентрической ножкой более характерны для мяскомясистых афиллофоровых грибов. Гименофор таких плодовых тел расположен на нижней поверхности шляпок, избегает на ножку, либо покрывает боковую поверхность плодовых тел иной формы. Эта группа отличается большим разнообразием форм плодовых тел (рис. 87). Они могут быть компактными, конусовидными, иметь шляпку и ножку, быть глубоковоронковидными, урноподобными, иметь выпуклую или вогнутую шляпку и т.д. Разнообразна поверхность шляпок в виде легко сдирающейся тонкопленчатой кожицы, а также опушенной, волокнистой, чешуйчатой, щетиистой, блестящей матовой, с выступающими каплями окрашенной жидкости или сухой. Многие виды из этой группы легко узнаются по форме плодовых тел и строению гименофора.

Так, группа клавириоидных грибов резко отличается от других афиллофоровых необычностью формы плодовых тел. Это булабовидные, коралловидные с многократно разветвленными негочками и гладким складчатый, морщинистым гименофором. Он расположен на боковых плоскостях этих удивительных плодовых тел. Особенно большое значение при определении рогатиковых грибов придается строению вершинных веточек, а также изменению на воздухе цвета всех частей плодового тела при нарушении целостности тканей (рис. 88).

Типы гименофора базидиом афиллофоровых грибов. Макроскопическое строение гименофора афиллофоровых грибов своеобразно и четко отличается от строения гименофора других групп грибов. Различают несколько типов: гладкий, бородавчатый, игольчатый, жемчужный, пористый (когда стенки трубочек срослись и их нельзя отделить друг от друга), пластинчатый (пластинки расположены

радиально), концентрически пластинчатый (пластинки расположены концентрическими кругами) пластинчатый с раздвоенным лезвием пластинок, лабиринтовидный или дедалевидный трубчатый (трубочки можно отделить друг от друга). На рис. 89 показано довольно обобщенно как выглядят типы перечисленных гименофоров. В природе их значительно больше, так как существует много переходных комбинаций например, перехода пористого гименофора в пластинчатый, бородавчатого в ежовиковый (игольчатый). Самы типы не исчерпываются приведенной формой, а имеют гораздо большее разнообразие, например, строение ежовикового гименофора (рис. 90). Развитие его идет вначале от простых бородавочек до хорошо оформленных, тонких шипов, одиночных либо сросшихся имеющих тупую вершинку или сплюснутых до почти пластин. Расположение шипов самое различное: от равномерно расположенных одиночных до сконцентрированных в неправильные образования с измененной формой шипов или имеющих сложно устроенные шипы на конусообразных выростах. Развитие гименофора шляпочных ежовиковых грибов идет от центральной части низа шляпки к ножке и к краю шляпки поэтому нормально развитый гименофор находится в центральной части

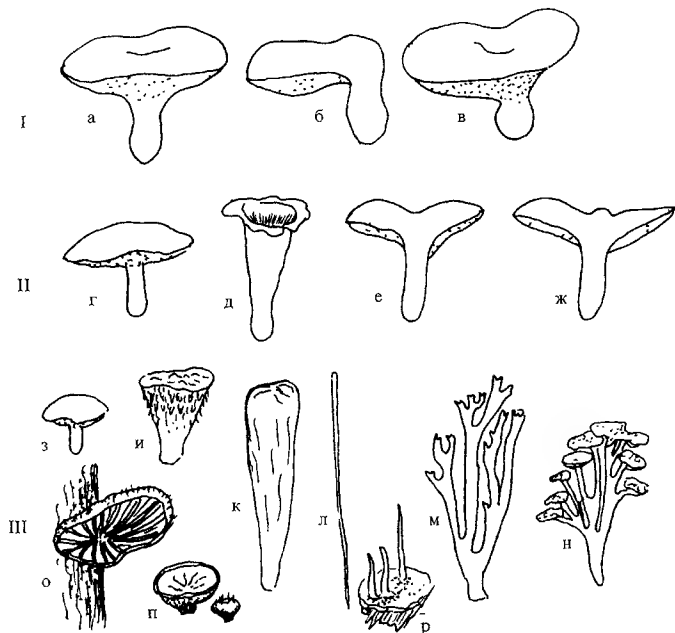


Рис. 87. Форма базидиом мягкомясистых афиллофоровых грибов (ориг.): I — расположение ножки относительно центра шляпки: а — центральная б — боковая, в — эксцентрическая, II — форма шляпок: г — выпуклая д — воронковидная, е — вдавленная, ж — вдавленная с бугорком в центре; III — общая форма базидиом. з — шляпковидная, и — конусовидная, к — булавовидная л — нитевидная м — коралловидная н — многошляпковая о — подвешенная со спинной стороны, п — чашелийная р — шиповидная

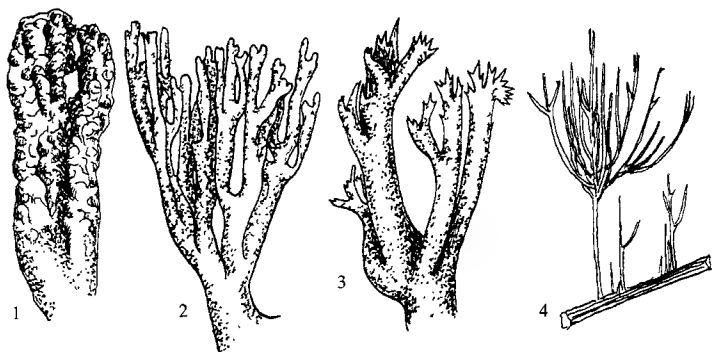


Рис. 88. Типы ветвления и окончание ветвей базидиом рогатиковых грибов (*Clavariaceae*) [56]
 1 – малоразветвленные, толстые, морщинистые (*Clavulina rugosa*); 2 – разветвленные с притупленным окончанием ветвей (*Ramaria* sp.); 3 – разветвленные с зубчатым окончанием ветвей (*Clavulina cristata*); 4 – древовидно-разветвленные с прямыми волосовидно-тонкими или копьевидными или кисточковидными окончаниями ветвей (*Pierula multifida*)

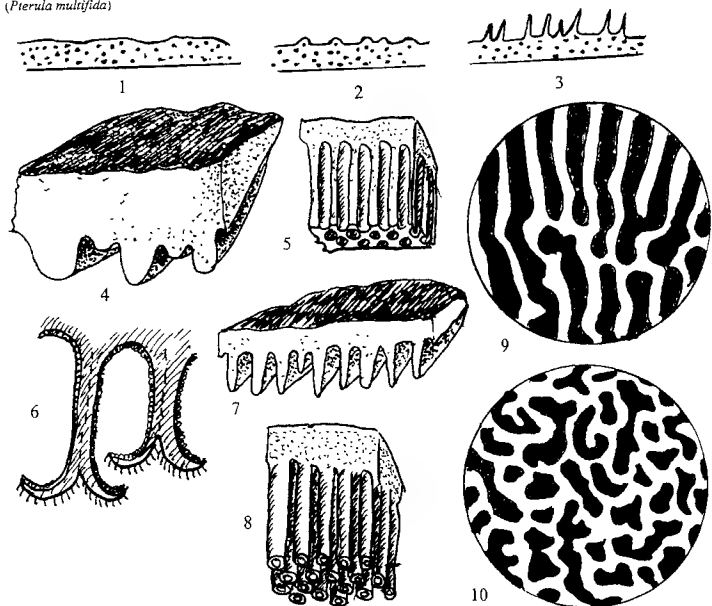


Рис. 89. Типы гименофора афиллофоровых грибов (ориг.): 1 – гладкий; 2 – бородавчатый; 3 – игольчатый; 4 – жилковатый; 5 – пористый; 6 – с раздвоенным лезвием пластинок; 7 – пластинчатый; 8 – трубчатый; 9, 10 – лабиринтообразный дедалевидный

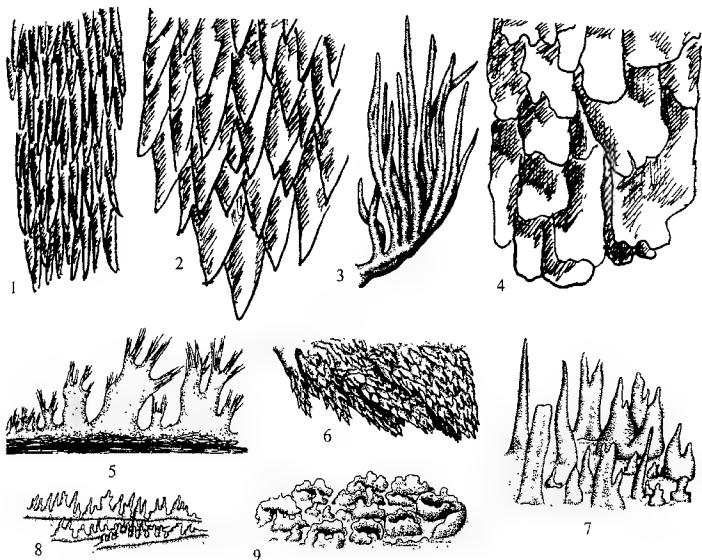


Рис. 90. Типы ежовикового гименофора афиллофоровых грибов [38]. 1 – игольчатый 2 толстоигольчатый; 3 – шипы конечного ветвления плодового тела *Hericium coralloides*; 5 шипы кисточковидно заканчивающиеся; 6 – шипы, слившиеся в конические пучки; 4, 7 – шипы с вершиной острой, тупой или рассеченной; 8 – шипы пластинчатовидно-соединенные; 9 – зубы неправильно сетчатовидно-соединенные

7.4.3. Типы развития гименофора и систематические группы. Характерными признаками при выделении семейств афиллофоровых грибов является строение гифальной системы, гимениального слоя и наличие в них стерильных элементов. Форма базидиом и гименофора чаще используется для характеристики систематических групп, меньших чем семейство таксонов, родов и видов. Все это составляет комплекс признаков – биохимических, микроскопических и макроскопических. Из последних систематическое значение имеет то, как формируется на гименофоре гимениальный слой прерывистый или сплошной слой фертильных (спорогенных) клеток.

Кортициевый тип развития гименофора. Формирование сплошного гимениального слоя у наиболее примитивных видов происходит непосредственно на *субикюле*. У афиллофоровых грибов его чаще называют *подстилкой*. Она состоит из рыхлого или плотного переплетения генеративных гиф с пряжками либо без них. На подстилке формируется субгимений, состоящий из более плотно сплетенных тонкостенных генеративных гиф. На этом слое образуется палисадный слой базидий и сопутствующих им стерильных элементов гимения. *Наличие гимениального слоя расположенного на субгимении признак определяющий базидиому*. Такое строение имеет большая часть видов кортициевых грибов (сем. *Corticaceae*), кониофоровых (сем. *Coniophoraceae*), калопоровых (сем. *Caloporaceae*). У примитивных представителей кортициевых грибов базидии шести-восьмиспоровые. Полагают, что эта группа имеет каких-то общих с сумчатыми грибами предков. Некоторые филогенетические системы базидиальных грибов построены именно на этом положении

Плодовые тела кортициевых грибов типично пленчатые, очень тонкие, почти невидимые, только у кожистых видов толщина может достигать нескольких миллиметров. Консистенция плодовых тел паутинистая, мясистая, кожистая или даже деревянистая иногда слизистая или желатинозная в сухом состоянии твердо-роговидная. Плодовые тела могут быть крепко прикрепленными к субстрату либо легко отделяемыми. Систематическое значение у распростертых базидиом имеет строение их края. Он может быть мучнистым радиально-волоконистым и т.д. Гименофор большинства видов гладкий у других – бородавчатый или шиповатый, реже складчатый. Как исключение встречаются виды с коротко трубчатым (пористым) гименофором. Это перечисленные гимны гименофора отражает его основную линию эволюции – увеличение площади гимения за счет изменения структуры поверхности. Для кортициевого типа гименофора характерно то, что все его структуры фертильны. Их покрывает непрерывный гимениальный слой. Следует отметить что пористый тип гименофора является одной из разновидностей складчатого. Кортициевый тип представляет особую ветвь (линию) морфологического развития гименофора.

Подобное развитие гименофора характерно для видов другого семейства – кониофоровых грибов (сем. *Coniophoraceae*). Часть видов этого семейства также характеризуется большим разнообразием плодовых тел: от пленчатого до мясистого типов с неровным, неправильно бугорчатым или почти гладким гименофором а также складчатым лабиринтно сетчатым до почти пористого, короткотрубчатого с фертильными краями трубочек. Определяющим признаком семейства, кроме перечисленных, является строение оболочки спор. Они толстостенные темно-желтые и окрашиваются реактивом “коттон блю” (хлопчатобумажный синий).

Непрерывным, как у кортициевых гимением характеризуются примитивные виды семейства калопоровых грибов (сем. *Caloporeaceae*). Главным отличительным признаком для видов семейства является отсутствие пружек на гифах, мономитический тип гифальной системы. Гименофор на ранних этапах формирования складчатый но скоро сливающийся в трубочки края которых покрыты базидиями (фертильные).

Форма плодовых тел у наиболее примитивных калопоровых распростертая с небольшими отгибам по краю (начало формирования шляпок). Плодовые тела таких видов однолетние. Среди калопоровых встречаются виды в формировании гименофора которых присутствуют черты кортициевых и пориоидных грибов. Гименофор вначале мерулоидный (складчатый), позднее короткотрубчатый, а затем края трубочек вертикально расщепляются и принимают вид ирпексовидного. Дальнейшее развитие получила распростертая форма плодовых тел с отогнутыми краями. Сформировались черепитчато-расположенные шляпкообразные мясистые многолетние плодовые тела с пористым слоистым гименофором. Формирование нового слоя происходит на тонкой прослойке стерильной ткани как на субкукуме. Такое строение имеет распространенный вид калопоровых грибов.

Оксиорус тополевый (*Oxyporus populinum*). Характерной особенностью плодовых тел этого вида является то, что поверхность белых шляпок всегда покрыта водорослями и мхами.

Цифеллоидный тип развития гименофора. По-иному идет формирование гименофора у цифелловых грибов (сем. *Cyphellaceae*). Плодовые тела этих грибов небольшие высотой несколько миллиметров и еще меньше диаметром. По форме бокальчатые, чашевидные, бочковидные или почти цилиндрические прикрепляются суженным основанием либо короткой ножкой. Поверхность плодовых тел опушенная или почти гладкая, от белой до бурой. Устьице плодового тела нередко с волосками. Внутренняя поверхность образована гладким или складчатым гименофором. Плодовые тела одиночные или группами. Между ними иногда растет рыхлый либо паутинистый мицелий. Сапротрофы на древесине большей частью мезофиты. Плодовые тела кожистые, способные полностью высохнуть и оживать после дождя. Группу цифелловых грибов объединяет характерная форма плодовых тел. Систематика этой группы пока не разработана, и объединение искусственно. Однако она дала название направлению (линии) развития гименофора с прерывистым гимениальным слоем. Среди афиллофоровых грибов цифеллоидный тип развития плодовых тел и гименофора имеют по крайней мере еще два семейства – фистулиновые и шизофилловые грибы.

Фистулиновые грибы (сем. *Fistulinaceae*) включают два монотипных рода, из которых широко распространен в умеренной зоне северного полушария род фистулина (*Fistulina*). Встречается в районах произрастания дуба и каштана съедобного. Организация плодового тела напоминает клавципетальные грибы (класс *Ascomycetes* гр. пор. *Pezizomycetes*, пор. *Clavicipitales*), у которых множество плодовых тел расположены на периферийной части стромы. У фистулины множество бокальчатых плодовых тел цифеллоидного типа, не сросшихся между собой боковой поверхностью и имеющих коротенькие ножки.

которыми они прикрепляются на нижней поверхности общей для всех плодовых тел шляпки. По существу, она несет функцию стромы клавидиальных грибов, являясь площадкой для размещения множества плодовых тел. Шляпки фистулиновых грибов однолетние, языковидные или консолевидные, у основания часто суженные в короткую ножку. Слой цифеллоидных плодовых тел на нижней стороне шляпки носит название гименофора, на котором располагается прерывистый гимениальный слой. Вторым особенностью базидиом семейства является мономитическая гифальная система, имеющая проводящие гифы (латициферы), наполненные оранжево-красным соком дающим окраску всему плодовому телу.

Цифеллоидный тип плодовых тел свойствен видам шизофилловых (сем. *Schizophyllaceae*) грибов. У одного из двух родов этого семейства Строматосцифы бахромчатой (*Stromatoscypha fibratum*) базидиомы однолетние, состоящие из многочисленных чашечек, тесно сближенных на общей строме. Чашечки вначале шаровидные, закрытые, затем раскрывающиеся верхушечной порой и становящиеся дисковидными или чашевидными, сначала разобщенные затем сближающиеся и становящиеся неправильными из-за взаимного давления. В конце концов образуется трубчатый гименофор порьевого типа. Строма на которой расположены цифеллоидные плодовые тела строматосцифы, резупинатная пленчатая более или менее жесткая легко отделяющаяся от субстрата или приросшая (рис 91).

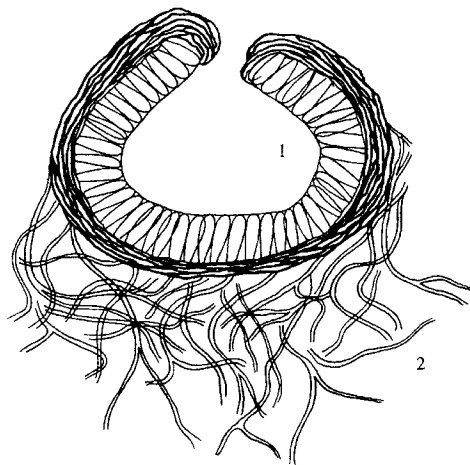


Рис. 91 Разрез цифеллоидного плодового тела [5] 1 – гимениальный слой 2 – гифы стромы

Несколько другой тип цифеллоидных плодовых тел характерен для распространенного вида, Щелелистинка обыкновенного (*Schizophyllum commune*). Его множественные удлиненные плодовые тела расположены с нижней стороны шляпок. Боковые стороны таких плодовых тел касаются друг друга, образуя своеобразные пластинки, веерообразно радиально расходящиеся от суженного основания. Край этих двойных пластинок плотно прилегают к друг другу во влажном состоянии. При сухой погоде они раздвигаются и каждое плодовое тело замыкается, прикрывая внутрилежащий гименофор от высыхания. Общая шляпка этих сложных базидиом достигает до 5 см в диаметре. Поверхность щетинистая волосатая беловатая до серой. Шляпки сидячие до

почти распростертых с отогнутым краем часто подвешенные, прикрепляющиеся к субстрату суженным основанием веерообразные половинчатые округлые срастающиеся боками или расположенные черепитчато, кожистые упругие

Другие типы гименофора и систематические группы Особенности развития в онтогенезе гимения и гименофора изучены у немногих систематических групп грибов. Несколько более изучен тип развития базидиом. Поэтому наряду с перечисленными признаками при определении грибов используются более доступные для изучения и другие характерные макро и микропризнаки, такие как строение спор, трамы, наличие щетинок и млечных гиф в ней, характерных биохимических соединений и т. д. В каждом конкретном случае для каждой группы или вида выявляются один признак или комплекс неповторимых у других групп признаков. Ниже дается краткая характеристика ряда семейств афиллофоровых грибов

Для многих систематических групп характерен пориевый гименофор. Он может быть сложен из слоя трубочек, легко отделяемых друг от друга или сросшихся боковой поверхностью располагаться на однолетних или многолетних плодовых телах. В последнем случае он будет иметь вид слоисто расположенных рядов трубочек. Размеры, очертания, равномерность развития стенок трубочек и пор, которыми они заканчиваются, создают бесконечно разнообразный рисунок пор и гименофора в целом. Недоразвитие стенок с одной стороны, более интенсивное развитие – с другой, создают удлиненные лабиринтообразный дедалеевидный гименофор, зачастую переходящий в пластинчатый. Пóry гименофора в конце своего развития могут расщепляться вдоль, принимая вид игольчатого. Такой гименофор из расщепленных трубочек называется ирпексовидным и чаще всего встречается у видов рода *Irpex*.

Пориевый гименофор характерен для многих групп грибов, имеющих как мякочные, так и твердые базидии. Важной особенностью в характеристике базидиом является прикрепление гименофора к мякоти шляпки. Он может быть трудноотделимым и составлять с мякотью шляпки одно целое или, наоборот, легко отделяться от нее.

Пориевые грибы (сем. *Poriaceae*). Форма плодовых тел пориевых грибов от распростертых до распростерто-отогнутых и сидячих. Распростертые плодовые тела имеют вид более или менее мягкой пленки или пластины плотно прилегают к субстрату либо отходят от него имеют край паутинистый плесневидный или толстый ватообразный. Распростерто-отогнутые плодовые тела наиболее разнообразны и нестандартны по форме. Сидячие плодовые тела у пориевых грибов встречаются реже. Консистенция мякоти самая разнообразная: восковидная, субжелезистая, мясистая, кожистая, пробково-деревянистая, губчатая, волокнистая. По цвету у большинства видов мякоть белая, древесинно-желтая, кремовая, розовая. Небольшая группа характеризуется яркой окраской ткани – киноварно-красного, оранжевого, желтого, глинистого цвета. Поверхность шляпки может нести ясно выраженную корку или покрыта тонкой кожей; за неимением таковой поверхность в разной степени опущена от голой шероховатой бархатистой, волосистой или щетинистой, зональной концентрически бороздчатой морщинистой. Форма гименофора у большинства пориевых трубчатая. Он состоит из одного или нескольких слоев сросшихся боками трубочек. У некоторых видов трубочки расщепляются с образованием лопатчатых или зубчатых выростов либо шипов (*Irpex lacteus*). Многим пориевым свойствен лабиринтовидный (дедалеевидный) или пластинчатый гименофор. Виды родов тиромицес (*Tyromyces*), кориолус (*Coriolus*), ленизитес (*Lenzites*) пикнопорус (*Pycnoporus*) дедалиопсис (*Daedaleopsis*), фомитопсис (*Fomitopsis*) являются обычными в студенческих сборах.

Отличительным признаком семейства являются гиалиновые споры с гладкой тонкой или толстостенной оболочкой.

Ганодермальные (сем. *Ganodermataceae*). Плодовые тела сидячие, шляпообразные с более или менее развитой боковой или эксцентрической ножкой, реже с центральной. Характерной особенностью строения базидиом является толстая, блестящая или матовая корка. Характер и расположение клеток, ее составляющих, весьма своеобразны и могут служить таксономическим признаком родового уровня. Плодовые тела однолетние или многолетние. Ткань пробково-деревянистая. Характерным признаком на уровне семейства является строение спор, имеющих хорошо развитую двойную оболочку. Наружная оболочка – эписпорий – бесцветная, гладкая. Нижележащий эндоспорий имеет выросты, погруженные в эписпорий. Наиболее обычные трутовики плоский и лакированный (*Ganoderma applanatum*, *G. lucidum*).

Гименохетовые (сем. *Hymenochaetaceae*). Главным отличительным признаком видов семейства является наличие щетинок и щетиноподобных элементов в гимении и ткани гименохетовых грибов. Плодовые тела, однолетние и многолетние, весьма разнообразны и относятся ко всем известным морфологическим типам. Мякоть плодовых тел под действием щелочей приобретает темно бурый или черный цвет (так называемая ксантохроидная реакция). Гименофор различных родов может быть гладким, бугорчатым, шиповидным лабиринтовидным и концентрически пластинчатым. Последний тип гименофора не встречается более ни у одной группы грибов. Большая группа гименохетовых грибов имеет трубчатый гименофор. Экологические группы – паразиты на живых растениях, сапротрофы на древесине и малочисленная группа – сапротрофы на почве. Обычный вид – *Hymenochaeta tabacina*.

Альбатрелловые (сем. *Albatrellaceae*). Грибы обитают на почве, корнях деревьев, однолетние. У напочвенных видов с центральной или эксцентрической ножкой края шляпок иногда срастаются, как и многочисленные ножки имеют одно основание. Ткань светлой окраски споры гиалиновые, различной формы с гладкими стенками. Гименофор трубчатый, однослойный.

Бондарцевиевые (сем. *Bondarceviaceae*). Семейство представлено одним родом, характерным отличием семейства и рода является строение шаровидных спор с толстыми цианофильными стенками.

орнаментированными валикообразными сильно амилоидными гребнями. По внешнему виду плодовые тела сходны с альбатрелловыми грибами. В Красноярском крае встречается в горных лесах на корнях пихты.

Мягкомясистые афиллофоровые грибы. Большая группа мягкомясистых афиллофоровых грибов обитающих на растительных остатках элементов подстилки на валеже на почве, как правило характеризуется плодовыми телами дифференцированными на шляпку и ножку. Основные типы плодовых тел приведены на рис. 87. Для грибов этой группы характерными типами гименофора являются ежевиковый, гладкий, морщинистый, жилковатый и у небольшой группы – порневый. Ниже приводится краткое описание базидиум некоторых семенств, для которых характеристика типа гименофора имеет диагностическое значение.

Мягкомясистые базидиомы с ежевиковым гименофором. Шляпочные базидиомы с ежевиковым гименофором характерны для большой группы телефоровых (сем. *Thelephoraceae*) грибов родов Саркодон и Гиднеллум (*Sarcodon* *Hydnellum*), распространенных в Сибири в светлых хвойных сосновых лесах. Также часто встречаются некоторые виды родов *Phellodon* и *Auriscalpium*. Самым важным признаком семейства являются бурые, шиповатые, бугорчатые споры. Для многих видов и групп характерен запах кумарина мякоти плодовых тел. Особенно крупные плодовые тела, до 30 см в диаметре встречаются среди саркодонов. Обитают на почве, образуя крупные “ведьмины круги” диаметром в несколько десятков метров. Симбиотрофы. Меньшие круги образуют многие виды гиднеллумов своеобразные конусовидные, плотные, жестко пробковой консистенции, плодовые тела которых весьма живописной, розовой, бурой, голубой окраски, хорошо заметны. Характерной особенностью базидиум гиднеллумов, как и видов рода телефоры (*Thelephora*), является обилие препятствий, возникших в месте формирования плодовых тел (веточек, стебельков растений и т.д.). Эта особенность в формировании плодовых тел иногда проявляется в негативном качестве вызывая удушение сеянцев в питомниках (*Thelphora terrestris*).

Ежевиковый гименофор характерен для видов немногочисленного семейства собственно ежевиковых грибов (сем. *Hydnaceae*). Виды его составляющие относятся к группе микоризных симбиотрофов. Базидиомы шляпочные с ножкой рыжеватые, со светлой тканью имеющей неамилоидные, гладкие бесцветные споры. Наиболее обычны гиднум выемчатый (*Hydnum repandum*).

Своеобразные шипы имеют виды герициевых грибов (сем. *Hericiaceae*). Плодовые тела шляпочные или древовидно-разветвленные, иногда желвакообразные либо состоящие из черепитчато расположенных сросшихся у основания лопастей (шляпок) сидячие или на короткой ножке как исключение – распростерты, распростерто-отогнутые или в виде полукруглой шляпки, белые, желтоватые либо с розовым оттенком. Шипы обычно свисающие различной длины. Споры амилоидные, гладкие, широкоэллипсоидальные (рис. 92).

Мягкомясистые базидиомы с трубчатым гименофором. Такими базидиомами характеризуются виды семейства Болетописневых грибов (сем. *Boletopsidaceae*). В Сибири встречается один монотипичный род *Boletopsis leucotelaeana*, чаще в сосновых лесах на супесчаных почвах. Один из характерных видов в группировках грибов сосняка рододендрово-брусничного в Среднем Приангарье. Плодовые тела однолетние, с центральной или эксцентрической ножкой, которая всегда короче диаметра шляпки. Консистенция мякоти жестковатая. Гименофор короткотрубчатый, отделяющийся от ткани. Шляпка и ножка покрыты тонкой сероватой кожей. Встречается “ведьмиными кругами” с довольно плотным расположением плодовых тел. Вероятный микоризный симбионт сосны (рис. 93).

Напочвенные, мягкомясистые шляпочные грибы с гладким морщинистым и жилковатым гименофором. Такой гименофор характерен для видов семейств рогатиковых и лисичковых грибов обитающих в основном на почве. Микоризные симбиотрофы и сапротрофы.

Рогатиковые грибы (сем. *Clavariaceae*). Для грибов этого семейства характерны плодовые тела булавовидной почти цилиндрической формы, растущие вертикально вверх или разветвленные, с простыми или повторно ветвящимися ветвями. При многократном ветвлении форма плодовых тел становится кораллоподобной (рис. 94). Вся поверхность плодового тела, кроме ножки и частей обращенных вверх, покрыта гимениальным слоем. Гимениальный слой сложен базидиями, несущими 4, реже 2 споры, стерильными клетками – базидиолами цистидами, глеоцистидами. Споры шаровидные, овальные, цилиндрические, веретеновидные, ситовидные с гладкой или орнаментированной оболочкой (шиповатые, шероховатые, ребристые) неамилоидные гналиновые или слегка окрашенные. Окраска плодовых тел многообразна и зачастую характерна для видов. При определении видов широко используют изменение окраски отдельных частей плодового тела при надавливании и нарушении целостности особенно окончания ветвей, а также запах и вкус мякоти.

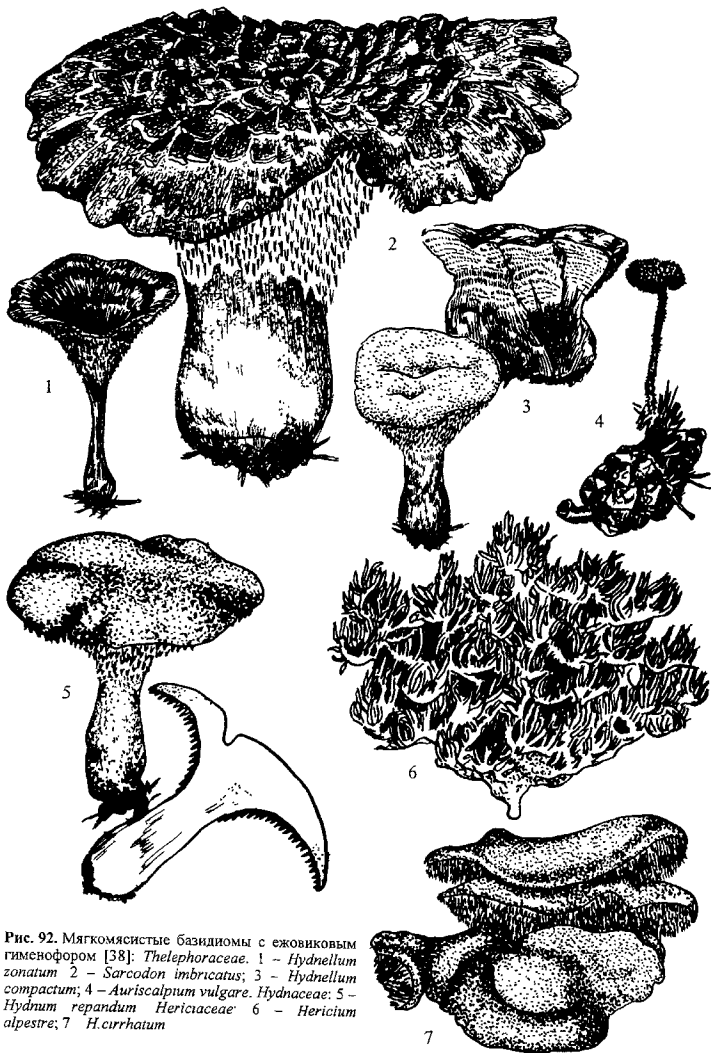


Рис. 92. Мягкомясистые базидиомы с ежевиковым гименофором [38]: *Telephoraceae*: 1 - *Hydnellum zonatum* 2 - *Sarcodon imbricatus*; 3 - *Hydnellum compactum*; 4 - *Auriscalpium vulgare*. *Hydnaceae*: 5 - *Hydnum repandum* *Hericiaceae*: 6 - *Hericium alpestre*; 7 - *H. cirrhatum*

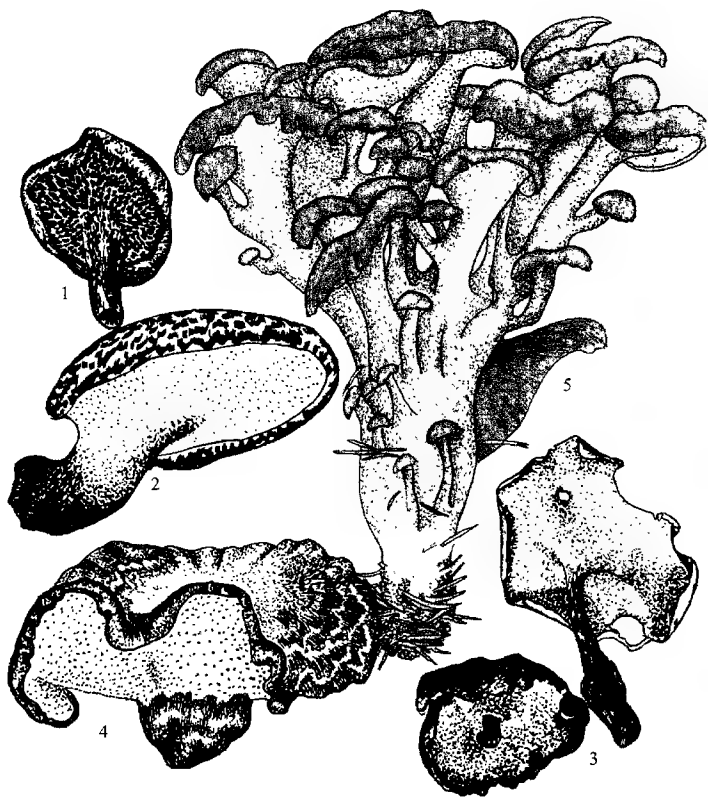


Рис. 93 Мягкомясистые базидиомы полипоровых и афиллофоровых грибов с трубчатым (пористым) гименофором (1, 2, 3 [3]; 4, 5 - ориг.): *Polyporales*: 1 – *Polyporus arcularius*; 2 – *P. squamosus* 3 – *P. brumalis* *Aphyllloporales*: 4 – *Boletopsis leucomelaena* 5 – *Osteina obducta*



Рис. 94. Базидиомы рогатиковых грибов (*Clavariaceae*) (ориг.): 1 – *Clavaria purpurea*; 2 – *Gomphus clavatus*; 3 – *Clavariadelphus junceus*; 4 – *Ramaria stricta*; 5 – *C. truncatus*; 6 – *C. pistillaris*

Лисичковые грибы (сем *Cantharellaceae*). Небольшое семейство лисичковых грибов характеризуется базидиомами, дифференцированными на шляпку и ножку. Форма плодовых тел весьма своеобразна: от толстомясистых, почти плоских, до тонкомясистых, различно-воронковидных, глубокотрубковидных, с отвернутыми иногда лопастными краями. Гименофор гладкий, морщинистый, жилковатый, расположен на нижней стороне шляпки. Цвет плодовых тел от рыжеватых сероватых до интенсивно черных (рис. 95). Ниже приводится ключ для определения части семейств афиллофоровых грибов, в котором используются признаки разного уровня макро- и микроскопические (табл. 16)

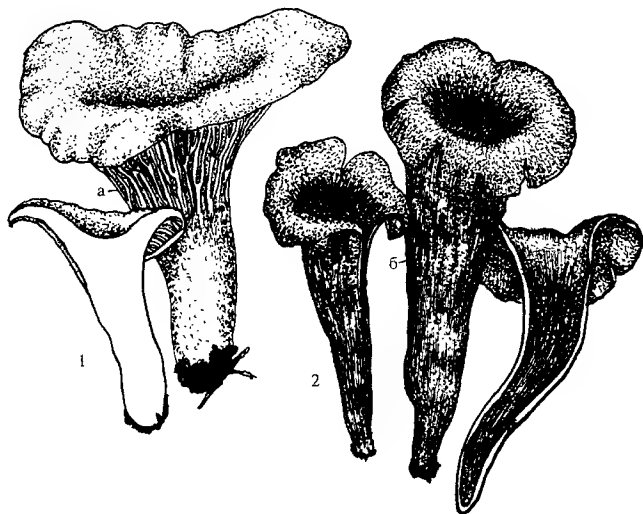


Рис. 95. Базидиомы лисичковых грибов (*Cantharellaceae*) (ориг.): 1 - лисичка рыжая (*Cantharellus cibarius*); 2 - ворончник рожковидный (*Craterellus cornucopoides*); а - жилковатый гименофор; б - гладкий или слегка морщинистый

Таблица 16

Ключ для определения семейств афиллофоровых грибов [5]

1 Гименофор трубчатый, шиповидный пластинчатый (базидиомы пробковые) или ложнопластинчатый (базидиомы гибкие мягкокожистые).....	2
– Гименофор гладкий низкоробовидный или мерулионидный.....	6
2 Гименофор ложнопластинчатый из сросшихся боковыми стенками цифеллоидных базидиом, с образованием анастомозирующих пластинок. Базидиомы гибкие мягкокожистые.....	<i>Schizophyllaceae</i>
– Гименофор трубчатый или шиповидный, если пластинчатый, то базидиомы пробковые.....	3
3 Ткань бурая. Споры окрашенные или бесцветные.....	4
– Ткань белая. Споры бесцветные. Отдельные чашевидные трубочки закладываются на общей подстилке впоследствии сливаясь с образованием пориевидного гименофора.....	<i>Schizophyllaceae</i>

4 Споры гладкие. Генеративные гифы без пряжек. Щетинки обычные в гимении иногда присутствуют в ткани.....	<i>Hymenochaetaceae</i>
- Споры орнаментированные или гладкие. Генеративные гифы с пряжками. Щетинок в гимении нет иногда имеются цистиды.....	5
5 Споры окрашенные, орнаментированные.....	<i>Ganodermataceae</i>
Споры гладкие, бесцветные.....	<i>Polyporaceae</i>
6 В гимении многочисленные щетинки.....	<i>Hymenochaetaceae</i>
- Щетинок в гимении нет, иногда имеются цистиды.....	7
7 Базидиумы распростертые, гименофор гладкий или мерулиоидный. Споры окрашенные, с толстыми гладкими стенками.....	<i>Coniophoraceae</i>
- Базидиумы распростертые, распростерто-отогнутые, коралловидно разветвленные или лопатчатые Гимений гладкий, изредка низкоробордачатый либо порообразный. Споры с гладкой шероховатой или бороздавчатой бесцветной, иногда слегка желтоватой оболочкой.....	<i>Lachnocladiaceae</i>

75 Базидиомы агарикоидных грибов (*Agaricales* s.l.)

75.1 Система *Agaricales* s.l.

Агариковые грибы вызывают наибольший интерес и чрезвычайно популярны у населения поскольку среди них находится основное видовое разнообразие съедобных и ядовитых видов. Они имеют макроскопические базидиомы мясистой, хрящевой, реже почти кожистой консистенции. В строении базидиомы различают шляпку с пластинчатым, трубчатым или пористым гименофором, расположенным на ее нижней стороне, и ножку, которая у большинства видов центральная или эксцентричная, реже латеральная (боковая). У некоторых видов ножка отсутствует вовсе. Базидиомы однолетние. Трофические группы представлены сапротрофами, паразитными грибами и симбиотрофами, причем последняя группа является основной по количеству видов среди всех макромицетов.

Большое разнообразие, сложность морфологии, анатомии, малая изученность географии, биологии, экологии, онтогенеза, филогенетических связей с другими группами грибов, а также полиморфизма и явлений конвергенции вызывают большой научный интерес к этой группе грибов. До сих пор система агариковых грибов подвергается постоянному пересмотру таксонов практически на всех уровнях. Существуют различные интерпретации системы *Agaricales* s.l., что связано с недостаточной изученностью мировой флоры агариковых грибов и редкой встречаемостью многих из них. В таксономическом плане она до сих пор не является единой и ее деление на таксономические группы основывается в основном только на анатомо морфологических признаках.

Разными авторами в разное время в группе *Agaricales* s.l. выделялось от 3 до 10 порядков. Количество родов также "колеблется": 78 [61], до 205 [63]. Критерии, используемые для оценки таких таксономических категорий, как семейство, род, вид у *Agaricales* s.l. весьма различны [36].

Новые исследования, критическая обработка отдельных групп грибов позволили с иных позиций пересмотреть и оценить объем и содержание многих систематических групп агарикоидных грибов.

В результате исследования онтогенеза мухоморовых грибов Горовой [18] пришел к выводу о том, что виды рода *Amanita* являются единственным родом среди ангиокарпных агарикоидных грибов у видов которого гимений развивается не на складках или гребнях с нижней стороны шляпки, как у большинства изученных пластинчатых грибов, а по схизогимениальному способу. В последнем случае гифальная масса развивающейся базидиомы в месте образования пластинок расщепляется неполностью, и между отдельными пластинками образуются лакуны. Благодаря им образуются анастомозы (перегородочки) в верхней части гименофора. Иногда встречаются пластинки с неразделившимися краями. По внутренней поверхности слоев лакун развивается нормальный гимений. У зрелых базидиом лакуны обычно не наблюдаются. Образование схизогимениального гименофора и не обнаруженный пока у других групп грибов способ образования базидий из интеркалярных (тканевых) клеток гиф (при котором две соседние клетки на одной гифе дифференцируются в клетки гимения, разделяются и остаются на поверхности в гимениальном слое двух соседних пластинок гименофора) дали основание автору выделить род *Amanita* в отдельный порядок *Amanitales*. Для других исследованных в этом отношении групп агарикоидных грибов обычен акропетальный способ образования базидий из конечных клеток гиф.

В настоящее время наиболее признанной является система Зингера [66], а также Мозера [63]. Эти две системы *Agaricales* s.l. приводятся в табл. 17. В нашей работе принята система Мозера [63]. Агариковые грибы – промежуточная группа место которой между двумя крупными таксономическими

группами холобазидиомицетов – порядок *Aphyllphorales* и группой порядков *Gasteromycetes*. Для первых как уже излагалось, характерны гимнокарпный тип развития базидиом, сложная гифальная система и в зависимости от этого, особое строение гимения и трамы со стерильными элементами различного происхождения а также отличные от других групп типы формирования гименофора.

Таблица 17

Система *Agaricales s.l.*

<i>Agaricales s.l.</i> [63]	<i>Agaricales s.l.</i> [66]
<i>Ordo Polyporales</i>	<i>Subordo Boletineae</i>
<i>Fam. Polyporaceae</i>	<i>Fam. Strobilomycetaceae</i>
<i>Ordo Boletales</i>	<i>Fam. Boletaceae</i>
<i>Fam. Strobilomycetaceae</i>	<i>Fam. Paxillaceae</i>
<i>Fam. Boletaceae</i>	<i>Fam. Gomphidiaceae</i>
<i>Fam. Paxillaceae</i>	<i>Subordo Agaricineae</i>
<i>Fam. Gomphidiaceae</i>	<i>Fam. Pleurotaceae</i>
<i>Ordo Agaricales</i>	<i>Fam. Hygrophoraceae</i>
<i>Fam. Hygrophoraceae</i>	<i>Fam. Tricholomataceae</i>
<i>Fam. Tricholomataceae</i>	<i>Fam. Entolomataceae</i>
<i>Fam. Entolomataceae</i>	<i>Fam. Amanitaceae</i>
<i>Fam. Pluteaceae</i>	<i>Fam. Agaricaceae</i>
<i>Fam. Amanitaceae</i>	<i>Fam. Coprinaceae</i>
<i>Fam. Agaricaceae</i>	<i>Fam. Bolbitiaceae</i>
<i>Fam. Coprinaceae</i>	<i>Fam. Strophariaceae</i>
<i>Fam. Bolbitiaceae</i>	<i>Fam. Cortinariaceae</i>
<i>Fam. Strophariaceae</i>	<i>Fam. Crepidotaceae</i>
<i>Fam. Crepidotaceae</i>	<i>Subordo Russulineae</i>
<i>Fam. Cortinariaceae</i>	<i>Fam. Russulaceae</i>
<i>Ordo Russulales</i>	<i>Fam. Bondarzewiaceae</i>
<i>Fam. Russulaceae</i>	

Для гастеромицетов характерной особенностью является ангиокарпный тип развития базидиом. Обязательное наличие двух морфологических структур – перидия и глебы (плодущей части базидиомы). Основная линия эволюции гастеромицетов – формирование в глебе настоящего трубчатого и пластинчатого гименофора, несущего гимении со стерильными элементами и базидиомы дифференцированной на шляпку и ножку.

В филогенетическом отношении многие группы агарикоидных, гастероидных и афиллофоровых грибов в разной мере связаны между собой. Особенно это касается первых двух групп. Агариковые грибы характеризуются всеми известными типами развития базидиом: от гимнокарпного до ангиокарпного.

Порядок *Polyporales* – переходная группа между афиллофоровыми и агариковыми грибами. Для него характерны моно- и димитичная гифальная система, гимемиангиокарпный и, в большей мере, гимнокарпный тип развития однолетние базидиомы пористый и пластинчатый гименофор и сапротрофный тип питания. Он объединяет часть видов семейства *Polyporaceae* порядка *Aphyllphorales* имеющих дифференцированные на ножку и шляпку базидиомы и гимемиангиокарпный тип развития а также большую часть родов семейства вешенковых (*Pleurotaceae*) [66].

Порядок *Boletales* [63] и подпорядок *Boletineae* [66] идентичны по объему включенных семейств.

Порядок Агариковых (*Agaricales*) [61] и одноименный подпорядок (*Agaricineae*) [66] разнятся выделением плетевых грибов в семейство *Pluteaceae* из состава мухоморовых и перенесением большей части родов семейства плетуровых в порядок полипоровых [63].

Объем третьего подпорядка сыроежковых грибов расширен за счет включения в него немногочисленного семейства *Bondarzewiaceae*, о котором в нашем учебнике упоминалось в порядке афиллофоровых грибов. Семейство характеризуется спорами имеющими амилоидную структуру экзоспория аналогичную спорам сыроежковых грибов. Эти очень краткие сведения о состоянии таксономических исследований агарикоидных грибов свидетельствуют о сложности объекта и необходимости многосторонних исследований. И здесь очень важным оказывается умение правильного обращения с микологическим материалом, первичной регистрации особенностей строения базидиом.

Ниже приводятся эти особенности в той последовательности в которой они изучаются с целью определения их таксономической принадлежности. Особый упор при описании морфологического строения делается на выявление и подчеркивание разделительных признаков наиболее характерных для различных таксономических групп – порядков и семейств

7.5.2 Методика изучения базидиом агарикоидных грибов

При сборе гербарных образцов с целью определения их таксономической принадлежности ведется тщательное описание морфологического и анатомического строения базидиом, так как мяскомясистые базидиомы агарикоидных грибов очень быстро портятся и для сохранения требуется их незамедлительное высушивание. При этом они сильно деформируются, и их истинную форму и размеры можно представить только по описанию рисунком, сделанным с натуры, фотоснимкам. В помощь начинающему микологу можно рекомендовать методики краткие и подробные, составленные как отечественными, так и зарубежными учеными [4; 11; 13; 46; 56; 57; 65]. Кроме того многие необходимые сведения можно почерпнуть в руководствах по определению отдельных групп грибов (см список литературы). Со временем сложилась определенная методика по которой последовательно описывается и изучается строение базидиом

Последовательность изучения базидиом Агарикоидных грибов.

1 *Форма базидиомы.* шляпка с центральной эксцентрической боковой (латеральной) ножкой или без ножки, сидячая, подвешенная

2. *Шляпка.* Форма шляпки в динамике развития базидиомы, размеры – диаметр, толщина мякоти, поверхность, ее состояние (сухая, гифофанная, слизистая липкая), выраженность структуры поверхности (чешуйчатая волокнистая, ареолированная) строение и поверхность края шляпки, остатки общего (на шляпке) и частного покрывала по краю Цвет шляпки и ее частей. Мякоть (трама), ее консистенция изменение цвета на воздухе. Микроструктуры пилипеллиса (тканей поверхности шляпки) и трамы (но их можно изучать позднее по сухим образцам)

3. *Гименофор.* Общая форма гименофора. пористый, трубчатый, пластинчатый Край и форма пор, пластинок, характер прикреплёния к шляпке, ножке. Цвет Микроструктуры гимениального слоя и строение трамы.

4. *Ножка.* Расположение относительно центра шляпки Форма размеры Поверхность, ее состояние, выраженность структуры дермиса или стипителлиса Наличие остатков общего покрывала в основании ножки и частного (кольцо) на ножке. Строение кольца. Строение ножки на разрезе, цвет всех частей ножки. Микроструктуры поверхности ножки, общего, частного покрывала

5 *Цвет спорового порошка. Строение спор*

6 *Характерные реакции.*

7 *Субстрат* и значение его в определении экологической группы

8 *Биометрия макро- и микроструктур*

7.5.3 Биометрия макро и микроструктур

Биометрия макро- и микроструктур базидиом производится для идентификации видов и выявления особенностей их строения. Составляется описание находки, которое включает следующее. порядковый номер дату местоположение находки (административное и географическое) субстрат, тип растительного сообщества, характер группирования плодовых тел на месте находки ("ведьмин круг, ряд группа пучки и т.д.) Эти сведения включаются в описание вида, которое затем вкладывают в пакет с гербаризованными образцами гриба. Существенным дополнением к описанию может служить рисунок строения плодовых тел в молодом и зрелом состоянии. Достаточно большие и крепкие базидиомы можно разрезать вдоль и положить разрезом на бумагу, затем обвести контур. отметить положение и форму гименофора, наличие общего и частного покрывала по краю и на поверхности шляпки и на ножке Отметить наличие полостей на разрезе базидиомы цвет мякоти и его изменение на воздухе и характерные химические реакции Обычной линейкой измеряют и фиксируют размеры шляпки, ножки и ее основания (длину, толщину, диаметр) высоту пластинок и трубочек гименофора, количество пластинок и пор на один сантиметр Микроструктуры плодовых тел измеряют при помощи специальных окулярных линейчек или сеточек, нанесенных на круглое стекло диаметром менее чем внутренний цилиндр окуляра. Такую линейчку или сеточку помещают внутрь окуляра микроскопа. Цена деления линейчек или сеточки устанавливается при помощи микрометра Он представляет собой металлическую пластину с круглым окошком для стекла, на которое в центре нанесена линейчка с ценой деления 10 мк Микрометр помещают на предметный столик микроскопа Совмещая деления микрометра с делениями окулярной линейчки рассчитывают цену деления последней Делать это надо после настройки

освещения в системе микроскопа так чтобы спираль лампы накаливания находилась на его оптической оси. Окулярная линеечка остается внутри окуляра, и с её помощью измеряют хорошо развитые споры, цистиды сумки базидии и т.д. в десятикратной повторности

7.5.4 Характерные химические реакции

С рядом химических реактивов ткани базидиом образуют характерные реакции, проявляющиеся в изменении цвета покровных структур и мякоти при воздействии реактивов. Химические реакции используются на видовом уровне и являются постоянными. Как отмечено [15], химические цветковые реакции подразделяют на макроскопические, проводимые на базидиомах и их частях, и микроскопические, проводимые на спорах, базидиях, цистидях и других микроструктурах. Ниже приводятся сведения о наиболее распространенных реактивах и их действии

NaOH, KOH – 2%-ный, 3%-ный 5%-ный, реже 40%-ный раствор. При этом для постоянной работы при микроскопировании употребляются щелочи малой концентрации для некоторых характерных реакций – высокой. У видов с положительной реакцией наблюдается окрашивание различных частей базидиом в розовый, желтый, красный, оранжевый, голубовато-зеленоватый, темно-коричневый, почти черный или коричневый с желтым краем. Млечный сок некоторых груздей становится золотисто-желтым. Реакция потемнения или почернения базидиомы под действием щелочей называется ксантохройдной.

NH₃ пары аммиака 10 – 25% ный водный раствор аммиака. У видов с положительной реакцией – шляпка, ножка, пластинки – зеленеют, желтеют, краснеют становятся темно-коричневыми до черных либо коричневыми с желтым краем.

FeCl₃ – 10%-ный раствор хлорида железа. У видов с положительной реакцией пластинки окрашиваются в зеленоватый, позже – в серый цвет.

FeSO₄ – раствор 1 г сульфата железа в 10 мл дистиллированной воды с добавлением двух – трех капель серной кислоты. У видов с положительной реакцией мякоть окрашивается в коричневый, оливковый, оранжевый, красный, зеленоватый цвет сразу или некоторое время спустя.

Формалин – 40%-ный водный раствор формальдегида (HCHO). У видов с положительной реакцией ткань базидиом окрашивается в фиолетово-коричневый, красный цвет.

Фенол – 2 – 3%-ный водный раствор фенола (C₆H₅OH), то же, что карболовая кислота. У видов с положительной реакцией через 20 мин. цвет базидиом становится красноватым, желтоватым, розоватым, шоколадно-коричневым или пурпурно-фиолетовым.

Анилин Чистый анилин (C₆H₅N₂) или анилин, смешанный с равным количеством дистиллированной воды. У видов с положительной реакцией карпофоры окрашиваются в красноватый, медно-красный, желтый, оливковый цвета.

α-нафтол. Смесь нескольких капель α-нафтола (1 гидроксинфталин), 2 мл 90%-ного этанола и 4 мл дистиллированной воды. У видов с положительной реакцией ткань базидиомы через 2 – 4 мин окрашивается в фиолетовый цвет.

Реактив Мельцера. Раствор 0,5 г кристаллического йода и 1,5 г KI в 20 мл дистиллированной воды с последующим добавлением 20 мл хлоралгидрата (CaCl₂ · 2H₂O), с помощью реактива Мельцера определяют амилоидность спор, базидий, гиф, тканей. Амилоидная структура от реактива Мельцера окрашивается в голубой, фиолетовый, иногда почти черный цвет. Если структурные элементы базидиомы окрашиваются реактивом Мельцера в желтовато-бурый или бурый цвет, то эти структуры – псевдоамилоидные или декстриноидные.

7.5.5. Макроструктуры базидиом и систематические группы

Форма базидиом Общее представление о строении и форме базидиом агарикоидных грибов можно получить изучая форму плодовых тел мухоморовых грибов (рис. 96). Базидиомы других групп грибов могут иметь иное строение каких-то частей, многие из них могут отсутствовать. Тогда базидиома будет характеризоваться двумя самыми главными частями – шляпкой и гименофором, который расположен снизу на шляпке. Такие базидиомы характерны для некоторых видов вешенки (*Pleurotus*), креpidотовых (сем. *Crepidotaceae*). Многие группы характеризуются отсутствием общего и частного покрывала.

Форма базидиом с возрастом меняется. Увеличивается в размерах и меняет форму шляпка, удлиняется ножка, разрывается общее и частное покрывало или общее покрывало остается на ножке стизистыми поясками и т.д. Меняется цвет пластинок – у молодых более светлый или окрашенный у

зрелых – другой, более интенсивно окрашенные, так, у шампиньоновых и навозниковых они становятся почти черными. Поэтому для пеллей определения собирают и изучают базидиомы всех стадий развития (рис 97)

При изучении формы базидиомы прежде всего обращается внимание на наличие ножки и ее расположение относительно центра шляпки. Ножка может быть центральной, смещенной или эксцентричной, боковой (или латеральной) либо отсутствовать вовсе (рис 98) с общим или частным покрывалом или покрывало не выражено

Форма шляпок многообразна, но одна и та же или близкая форма может встречаться у совершенно разных систематических групп. Однако некоторые группы имеют характерные формы, как например, подушковидная для болетовых грибов; маслят, подоси́нников, белых и т.д. Плоские шляпки или плоско углубленные часто встречаются у сыроежковых, яйцевидные – у навозников, разной степени конусообразные – у мицел, псатирелл, галерий, разной степени воронковидные – у говорушек, омфалий (рис. 99).

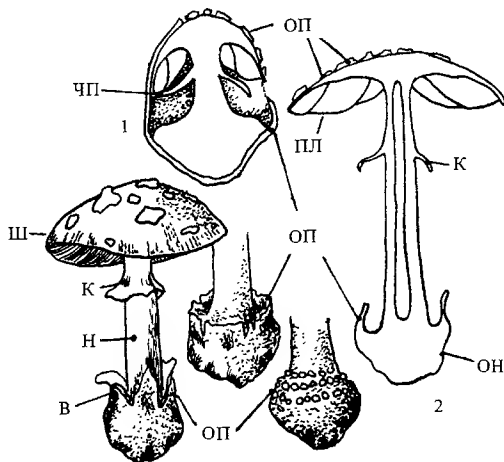


Рис. 96. Строение базидиом мухоморовых грибов (*Amanitaceae*): разрез молодого (1) и зрелого (2) плодового тела; Ш – шляпка; Н – ножка; ОН – основание ножки; ПЛ – пластинчатый гименофор; ОП – общее покрывало, К – кольцо на ножке, остатки частного покрывала В – вольва, остатки общего покрывала в основании ножки и в виде чешуй на шляпке

Поверхность шляпки. По внешнему виду и состоянию поверхность шляпки характеризуется следующим образом: по состоянию – сухая, гигрофанная, желатинозная, слизистая в разной степени; по внешнему виду – гладкая, матовая или блестящая, волокнистая, чешуйчатая с остатками общего и частного покрывала (рис 100)

Сухая поверхность обычно выглядит матовой, замшевой, никогда не становится слизистой или липкой, ни в сырую, ни в сухую погоду. Такое состояние поверхности шляпки характерно, например, для шляпок моховиков (род *Xerocomus*), ксеромфалий (род *Xeromphalina*), чесночников (род *Murasmus*). Сухая поверхность шляпок образована гифами, стенки которых не желатинозны. Сухая матовая поверхность, например, чесночников образована пилеипеллисом, который построен по типу эпителия. Клетки гиф расположены вертикально поверхности шляпки гимениевидным слоем. Кроме того, у многих чесночников эти клетки метельчато-разветвленные (рамеальный тип пилеипеллиса).

Гигрофанная поверхность напитанная влагой. Это состояние хорошо заметно на подсыхающих шляпках, когда край шляпки, мякоть которого тонкая и быстрее высыхает, становится более светлой, матовой. Центральная часть такой шляпки интенсивно окрашена, напитана влагой. Иногда это состояние поверхности шляпки настолько характерно для некоторых групп грибов, что нашло отражение в названии рода, например, Гигроцибе (*Hygrocybe*), где *hygro* – влага, *cybe* – головка.

Слизистая поверхность шляпок особенно заметна в сырую погоду. Она может быть липко-пачкающая, потом блестящая. Сухая, вне зависимости от погоды, может быть слизистой, сильно или чуть

пачкающей палец при дотрагивании, когда палец со шляпки легко соскальзывает; липко пачкающая когда палец прилипает а чаще всего снимается со слизи. Слизистой и липкой по всей поверхности в центре шляпки. Такая поверхность может являться признаком общего покрывала которое встречается у многих групп грибов (гигрофоры, маслята, паутинники и др.). Слизистая поверхность шляпки свидетельствует о том, что пилеипеллис сложен желатинозными в разной степени гифами

Желатинозная поверхность сложена желатинозными гифами и несколько напоминает слизистую. Зачастую желатинозные гифы лежат слоями или слоем а самые поверхностные структуры пилеипеллиса сложены по другому, маложелатинозными или нежелатинозными гифами. Желатинозная поверхность выглядит студенисто-слизистой. Если до нее дотронуться кончиком препаровальной иглы или пальцем, то можно обнаружить что наружная поверхность шляпки легко сдвигается в сторону относительно нижележащих слоев. Такая поверхность шляпок характерна для видов родов гоенбуелия (*Hohenbuehelia*) и резупинатус (*Resupinatus*) семейства рядовковых грибов (*Tricholomataceae*)

Волокнистая поверхность Волокнистые шляпки дали название большому роду грибов семейства паутинниковых – *Inocybe* где *inos* - волокно *cybe* – головка. Волокнистая головка, или волоконница. Обычно такая поверхность характеризуется продольно или радиально расположенными волокнами с трещинами, в которых просматривается мякоть шляпки. Кроме того, волокнистая поверхность может быть вросшеволокнистой, от тонко- до грубоволокнистой, волокнистой слегка или тонкочешуйчатой, войлочной-волокнутой и т.д.

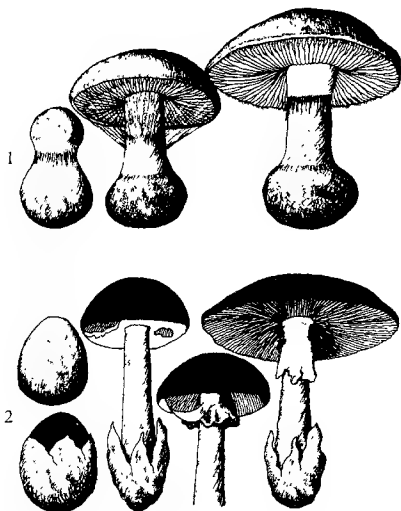


Рис 97 Изменение с возрастом формы базидиом паутинника (1) и мухомора (2) [59]

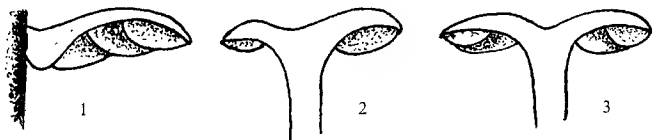


Рис. 98. Расположение шляпки базидиом относительно ножки 1 – боковая (латеральная) 2 – эксцентричная; 3 – центральная

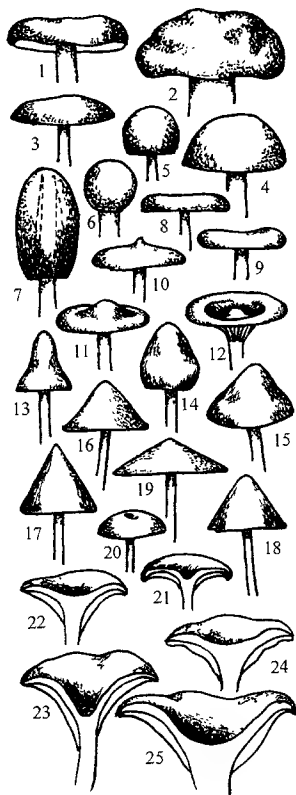


Рис. 99. Форма шляпок базидиом
агарикоидных грибов [56]:

- 1 – плоскоподушковидная;
- 2 – выпуклоподушковидная
- 3 – плоскосводчатая;
- 4 – выпуклосводчатая,
- 5 – полушаровидная,
- 6 – шаровидная
- 7 – яйцевидная
- 8 – плоская
- 9 – плоская с углубленной серединой,
- 10 – с выпуклой сосочком верхушкой
- 11 – с выпуклой тупой верхушкой;
- 12 – воронковидная с выпуклой верхушкой
- 13 – колоколовидная;
- 14 – тупоколоколовидная
- 15 – плоскоколоколовидная
- 16 – конусовидно-колоколовидная
- 17 – остроколоколовидная
- 18 – тупоконусовидная
- 19 – плоско- или ширококонусовидная
- 20 – уплощенновыпуклая с вдавленной серединой
- 21 – глубоко вдавленная;
- 22 – плосковоронковидная;
- 23 – глубоковоронковидная
- 24 – чашевидная;
- 25 – глубокочашевидная

Войлочная и щетинистая поверхность Зависит от мощности развития вертикального слоя гиф тканейpileипеллиса. По внешнему виду такая шляпка может быть бархатистой, замшевой, замшево-фетровой, бархатисто-прижатоволосистой тонко- или грубовойлочной войлочно-шерстистой, пушисто войлочной, волосисто-щетинистой

Чешуйчатая поверхность. Зачастую является продолжением развития предыдущей. При этом войлочный или щетинистый pileипеллис равномерно развит либо локально распределен по поверхности и образует чешуйки волокнами, направленными почти параллельно поверхности шляпки или вертикально. Их нельзя убирать прикосновением пальца без повреждения поверхности. Величина чешуек и их форма варьируют и зависят от местоположения на шляпке – в центре или по краю. По расположению на шляпке чешуйки образуют зачастую неясные или ясные зоны. Середина шляпки может быть чешуйчатой, а край нет или наоборот. Поверхность молодых базидиом может быть вначале гладкой, потом волокнисто-чешуйчатой или другой. Происхождение чешуй часто связано с разрывом pileипеллиса



Рис. 100. Морфологическое разнообразие поверхности базидиом у агарикоидных грибов (1 – 6 ориг.; 7 – [15]): 1 – оттопыренно волокнисто-чешуйчатая (*Pholiota squarrosoides* – Чешуйчатка оттопыренно-чешуйчатая); 2 – рыхлочешуйчатая вначале, затем прижаточешуйчатая, почти восковидная у зрелых базидиом (*Tricholoma caligatum* – Рядовка обутая); 3 – сетчато-морщинистая с бородавчато-зернистыми ребрами (*Pluteus umbrosus* – Плотей умбровый); 4 – гладкая слабослизистая с концентрическими зонами и лакунарная ножка (*Lactarius deliciosus* – Рыжик деликатесный); 5 – матовая сухая, вначале однородная затем ареолированная (*Russula virescens* – Сыроежка зеленоватая); 6 – шелковистая, радиально волокнистая, трещиноватая шляпка и с белым мучнистоподобным налетом вверху продольно волокнистая ножка (*Inocybe fastigiata* – Волоконница заостренная); 7 – волокнистая вначале, затем растрескивающаяся на части с редкими крупными, широкими часто расположенными концентрическими кругами, чешуйками в промежутках между которыми видна trama шляпки, ножка голая волокнистая (*Macrolepiota rhacodes* – Гриб – зонтик краснеющий)

при этом в разрывах обнажается мякоть шляпки. Такие чешуи характерны для шляпок видов рода макротепиота (*Macrolepiota*, сем. *Agaricaceae*)

У сыроежковых грибов иногда встречаются подобные чешуи, но поверхностные структуры шляпки в местах разрыва как бы растягиваются в большей мере, чем собственно чешуи или разрываются. Образуется так называемый ареолированный тип поверхности. К последнему типу близки трещиноватая поверхность особенно зрелых базидиом большей частью связанная с погодными условиями — сухостью воздуха во время плодоношения

Псевдоchешуйчатая поверхность. Ее образуют остатки общего покрывала, его всегда можно отделить от поверхности шляпки без поврежденияpileипеллиса. По консистенции мякоти они обычно отличаются отpileипеллиса шляпки. Такие чешуи и волокнисто-войлочный налет характерны для мухоморовых грибов (сем. *Amanitaceae*). Подобный тип поверхности характерен для видов, имеющих не столь развитое общее покрывало, как у мухоморовых грибов. Оно может оставаться на шляпке в виде паутинистого налета мелких чешуек, быть мраморно-пятнистым, похожим на мучнисто-слодяной налет мучнисто-припорошенным белесым (как плоды сливы) одноцветным со шляпкой или отличающимся от нее

Зональная поверхность Происхождение зон на поверхности шляпки различно. В одном случае они образованы тканями с разной степенью гидрофобности и вследствие этого более интенсивно окрашены. В другом случае зоны определяются различным стрессениемpileипеллиса и выглядят в большей степени шерстистыми, войлочными и т.д.

Край шляпки. Край шляпки хотя и является продолжением центральной части шляпки в большинстве случаев несет большую дополнительную информацию о строении и развитии базидиом. Это ее наиболее изменчивая часть, что отчетливо выявляется при сравнении края молодых и зрелых базидиом (рис 101). С возрастом край шляпки становится лопастным, волнистым. Этим значительно увеличивается площадь гименофора на нижней стороне шляпки. Толщина мякоти шляпки и распределение ее по радиусу хорошо видны на гидрофобных шляпках. Край таких шляпок просвечивающе-полосатый, иногда почти до центрального диска. Если мякоть шляпки очень тонкая, тоpileипеллис как бы обтягивает пластинки, и тогда край шляпки или почти вся шляпка, до центрального диска, становится ребристо бороздчатой, складчатой (сем. *Coprinaceae*). Кроме того, у многих групп этого семейства после созревания спор шляпки и пластинки распыляются. Ребристый край характерен для многих видов наиболее знакомые из них — мухоморы, сыроежки. У последних кожа шляпки может не доходить до конца пластинок, оставляя их открытыми, легко отделяться почти целиком или какой-то частью, быть присоединен к трапе шляпки. Край шляпки несет основную информацию о наличии частного покрывала, которое по своей структуре часто отличается отpileипеллиса. Оно может выглядеть по-иному расположенными волокнами, лоскутами обрывками пленчатого покрывала, комочками слизи и т.д. Волокнистые чешуйкиpileипеллиса по краю могут иметь вид ресничек (род *Ripartites*), или край шляпки не отличается по структуре, но отличается по цвету

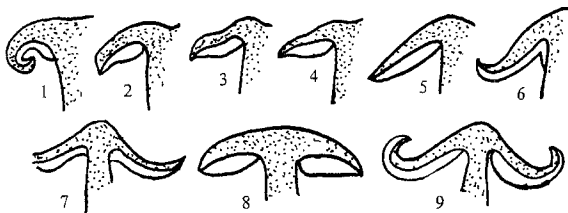


Рис 101. Форма края шляпок 1 — подвернутый; 2 3 4 — разной степени скошенный 5 — ровный 6 7 — приподнятый; 8 — тупой; 9 — завернутый кверху

Гименофор Гименофор — часть базидиомы, несущая гимениальные слои, или гимении, и расположенная на нижней стороне шляпки. Все разнообразие гименофора агарикоиных грибов укладывается в три типа — пористый, трубчатый и пластинчатый. Пористый и трубчатый гименофоры близки. И тот и другой если смотреть со стороны гименофора, имеют поры (рис 102)

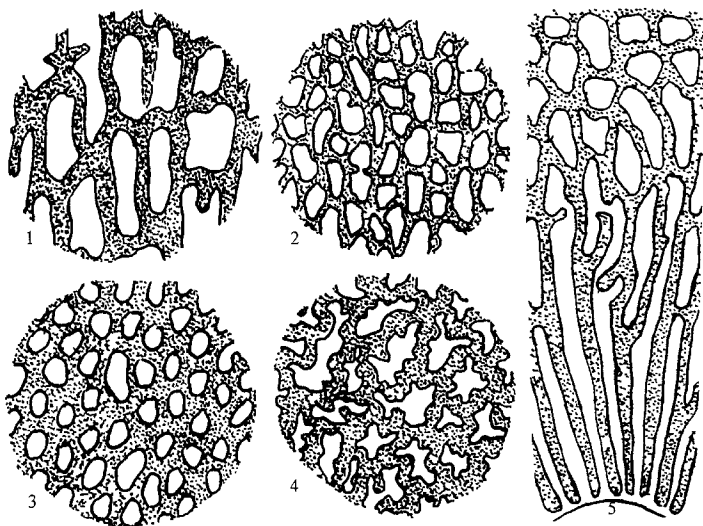


Рис 102. Форма пор трубчатого и пористого гименофора [56] 1 – удлиненные 2 – округло угловатые, 3 – округлые; 4 – неправильные, узорчато-сетчатые; 5 – смешанная форма гименофора – трубчатый гименофор у ножки переходит в пластинчатый

Трубчатый гименофор – стенки трубочек, обычно свободно прилегают друг к другу и их легко разделить. Такой гименофор встречается у подберезовиков и белых грибов. Трубочки пористого гименофора срастаются между собой и соседние поры имеют общую траму стенок. Трубочки гименофора могут быть сросшимися не только между собой, но и трудноотделимыми от мякоти шляпки. Это касается также и пластинчатого гименофора. Легко отделяется от мякоти шляпки гименофор белых грибов и обабков, пластинки свинушковых грибов. В характеристике трубчатого и пористого гименофора важнейшими являются форма и цвет пор, изменение цвета при надавливании и поранении. Форма пор особенно у видов с низбегающим на ножку гименофором меняется по мере развития базидиомы. Поры становятся более вытянутыми, решетчатыми.

Пластинчатый гименофор возник позднее трубчатого в результате слияния и недоразвития стенок камер глебы (гименофора) секотииоидных предков агариковых грибов. Пластинчатый гименофор у многих групп имеет анастомозы – маленькие перегородочки между пластинками либо разветвленные пластинки. Пластинчатый гименофор характерен для всех порядков агарикоидных грибов, в отличие от трубчатого, встречающегося только у болетовых (*Boletales*) и пористого характерного для полипоровых и болетовых грибов.

Одним из признаков пластинчатого гименофора является расположение его пластинок на нижней поверхности шляпки: все одной длины, с пластинками с анастомозами, вильчатые у ножки, у края шляпки часто расположенные или редко (количество пластинок на 1 см). Край пластинок также разнообразен по строению и может быть ровным, волнистым, выгрызенным, пильчатым и зубчатым, опущенным иначе, чем сама пластинка, окрашенным, и т. д. (рис. 103). Иногда пластинки располагаются не только на собственно нижней поверхности шляпки но часто бывают прикреплены и к ножке ее

верхней части. При этом расположение пластинок на шляпке или на шляпке и ножке, а также форма пластинок и характер прикрепления их к ножке являются определятельными признаками. Была разработана условная схема расположения пластинок относительно точки перехода мякоти шляпки в мякоть ножки (рис. 104). Эта схема является обобщенной и используется для изучения гименофора любого типа, в том числе и для афиллофоровых грибов.

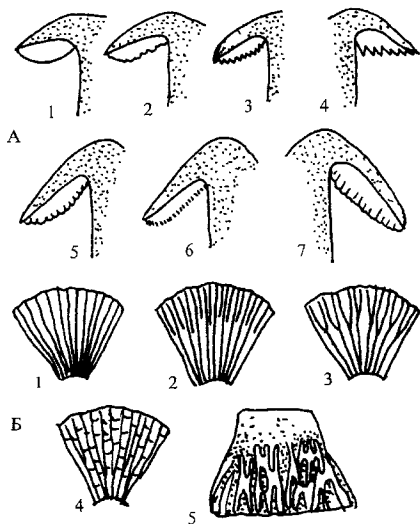


Рис 103. Строение края (А) и расположение (Б) пластинок гименофора. А 1 – гладкий; 2 – неровный; 3 4 – зубчатый, пильчатый; 5 – волнистый; 6 – опушенный; 7 – трещиноватый; Б: 1 – все одной длины; 2 – разной длины; 3 – вильчатые; 4 5 – с анастомозами (поперечными перегородками)

нусов. Кроме того, поверхность ножки, ее покровная ткань (стипитипеллис) во время роста ножки вытягивается, разрывается, оставаясь на ножке в виде мелких или крупных чешуек. В зависимости от строения стипитипеллиса ножка может быть с мучнистым налетом или зернистая или с капельками выступающего на поверхность млечного сока (рис. 106).

Основание ножки базидиом связано с субстратом и у многих видов ножка имеет корневидное основание. Субстрат на котором обитают такие грибы расположен глубоко в подстилке. Основание бывает зачастую уплотненным покрыто шетиистым ворсистым войлочным мицелием, иметь тяжил шнуры или быть корневидно разветвленными. Вздутое основание ножки – характерный признак многих групп, таких, например, как мухоморы, многие шампиньоны, паутинники, болетовые грибы и другие.

Строение ножки на разрезе – один из постоянных признаков базидиом. Ножка многих видов трубчатая на всем протяжении тонкая, хрупкая, иногда волосовидная, обычно характерная для видов с мелкими базидиомами (мицены, чесночники, ксеромфалины). Ножки видов с толстомясистыми базидиомами также могут быть с полостями. Иногда полости ножки заполнены рыхлой тканью (встречается у сыроежковых грибов) или бывают камерными (валуй).

Большую информацию о развитии базидиом несут остатки общего и частного покрывала, которые длительное время сохраняются соответственно, в основании ножки и сверху в виде вольвы и котыца.

Кроме перечисленных признаков широко используются цвет пластинок и характер окраски – равномерный или нет, боковых сторон и особенно краев пластинок и пор трубчатых грибов. Цвет пластинок у окрашенноспоровых видов меняется с возрастом базидиом по мере созревания спор. Пример тому – изменение цвета от белого, светлого до почти черного у навозниковых и шампиньоновых грибов.

Ножка базидиомы. Ножка – важная структурная часть базидиомы. Назначение ее – приподнять над субстратом шляпку с гименофором, обеспечив этим лучшие условия для рассеивания спор. Форма ножки и особенности строения ее частей широко используются в таксономическом определении грибов (рис. 105). Верхняя часть ножки зачастую является опорой местом прикрепления пластинчатого и трубчатого гименофора. У многих видов верхняя часть ножки конусообразно расширена, и гименофор частично продолжается на ножке, избегая пластинками или трубками по ней иногда почти до основания ножки. Например, сеточка окрашенная или белая, встречается на ножке базидиом маслят, болетусов (белый гриб), болетинусов (решетников) псилоболетинусов.

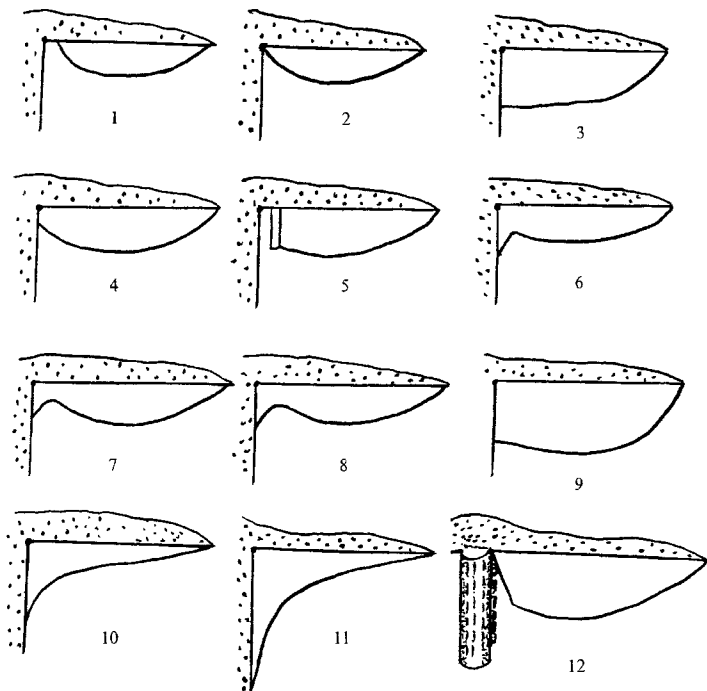


Рис. 104 Типы прикрепления пластинок у базидиом агарикоидных грибов относительно точки разделения шляпки и ножки (схема составлена К.А. Каламезс): 1 – свободные; 2 – прикрепленные; 3 – приросшие; 4 – узкоприросшие; 5 – приросшие воротничком (коллариумом), 6 – приросшие зубчиком; 7 – выемчато-приросшие; 8 – выемчато приросшие зубцом; 9 – закругленно приросшие; 10 – слабонизбегающие; 11 – сильнонизбегающие; 12 – свободные с нисходящими линиями на ножке

Общее покрывало (*velum universale*) Самым главным бросающимся в глаза признаком строения базидиом мухоморовых грибов является общее и частное покрывало. Остатки общего покрывала на раскрытых и зрелых базидиомах можно легко обнаружить на поверхности шляпки, особенно в основании и ножки. Белые, легко стирающиеся лоскутки, бородавочки, налет паутинисто-мучнистый на поверхности шляпки – есть ии что другое, как остатки общего покрывала. Оно может сохраняться долго, на протяжении жизни базидиомы или легко смываться дождевыми осадками у старых базидиом. Микроструктуры покрывала и шляпки никак не связаны. Остатки общего покрывала в основании ножки в виде мешочка или "сапожка" называются вольвой. Вольва может быть свободной или приросшей и оставаться на поверхности ножки в виде волокнистых поясков или рядов бородавочек, валиков и т.д. (рис. 107). Характер общего покрывала и его остатков на ножке, наличие вольвы и частного покрывала

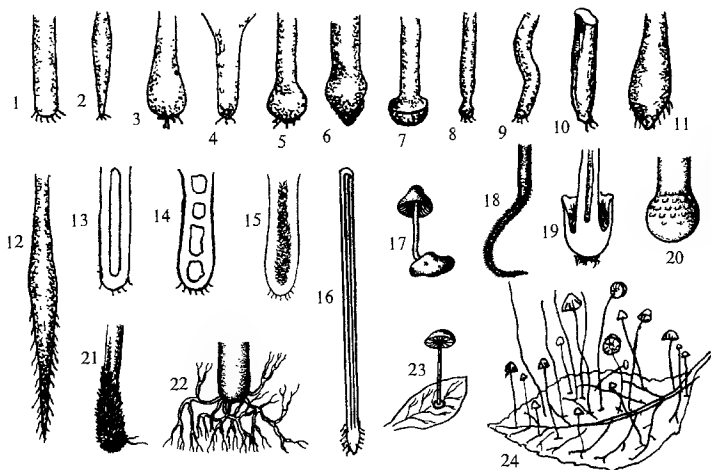


Рис. 105. Форма ножек базидиом агарикоидных грибов [12, 58, 64] 1 – цилиндрическая, 2 – веретеновидная; 3 – булавовидная 4 – конусообразная распиренная кверху; 5 – с клубневидным основанием; 6 – вздутоверетеновидная в основании; 7 – с окаймленным клубнем 8 – перетянутая в основании 9 – с прогибами; 10 – уплощенно-сдавленная с боков; 11 – широковеретеновидная к основанию 12 – веретеновидная укореняющаяся 13 – цилиндрическая пустотелая; 14 – с многочисленными камерами, пустотами, 15 – выстланная – середина заполнена рыхлой, отличающейся от стенок ножки трамой; 16 – трубчатая, 17 – ножка, вырастающая из склеротия, 18 – суженная в основании укореняющаяся, 19 – основание с вольвой; 20 – клубневидно утолщенная с поясками бородавок, остатками общего покрывала; 21 – слегка булавовидная в основании шетинисто-опушенная; 22 – с корневидными тяжами мицелия 23 – с базальным диском в основании 24 – нитевидная

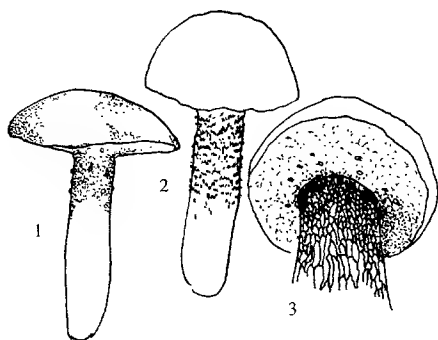


Рис. 106. Строение поверхности ножки болевых грибов:
1 – зернистая (*Suillus* sp.),
2 – чешуйчатая (*Leccinum* sp.)
3 – сетчатая (*Boletus* sp.)

широко используются в систематике грибов. Кроме того, используются особенности микроскопического строения общего покрывала – наличие количество или отсутствие сфероцист. Общее покрывало других групп агарикоидных грибов устроено по-другому не столь яркое и контрастное как у мухоморовых грибов. Оно может быть войлочным, волокнистым, паутинистым, слизистым и др.

Частное покрывало (*velum parziale*). Кроме общего покрывала, базидиомы агарикоидных грибов, в том числе и большинство мухоморовых грибов имеют частное. Наличие обоих покрывал определяет тип развития базидиомы. Общее покрывало характерно для первично ангиокарпного типа развития, а частное (в зависимости от его генезиса) определяет другие типы развития. У грибов, имеющих оба покрывала, частное расположено под общим и прикрывает гименофор вплоть до его созревания. Одним краем оно прикреплено к краю шляпки другим – к ножке, поэтому когда оно разрывается, то остается по краю шляпки или кольцом на ножке либо на том и на другом одновременно. По своему характеру оно может быть паутинистым, плечатым или слизистым, войлочно-волокнистым, волокнисто-чешуйчатым. Оно может быть ярко выраженным как у мухоморовых грибов или у шампиньонов, и сохраняться у зрелых плодовых тел либо быть маломощным и быстро исчезающим (рис 108). Вот поэтому для определения грибов надо собирать как молодые, так и зрелые базидиомы. Наличие покрывала, вкупе с другими признаками, характеризует систематические группы грибов. Так паутинистое покрывало характерно для грибов семейства паутинниковых (*Cortinariaceae*). По этому признаку они и получили свое название. Этот же тип покрывала встречается и у других групп агариковых грибов, хотя и не так явно выражен. Широко распространено слизистое общее и частное покрывало например, у сем. *Boletaceae*, гиетрофоровых (сем. *Hygrophoraceae*) строфариевых (сем. *Strophariaceae*).

Трама базидиом. Характеристика физического состояния трамы, или мякоти, плодового тела в данном случае – базидиомы необходима при определении грибов. Для многих видов состояние трамы – постоянный признак. Она может быть гиреофанной, сухой, плотной, твердой, упругой, резиновой, волокнистой, сырообразной, хрящевидной, жесткой, жестко кожистой или мягко-мясистой. При этом трама с возрастом базидиом может сильно меняться, становиться плотной до жестко-пробково-деревянистой или хрящевидной (род *Polyporus*, пор. *Polyporales*); у молодых базидиом быть вначале твердой, плотной, потом мягкой и рыхлой, сминающейся при надавливании (маслята, обабки и другие виды пор. *Boletales*). У некоторых агариковых грибов мякоть высохших вследствие сухой и жаркой погоды базидиом после дождя оживает (чесночник – *Marasmius*). Этот признак настолько характерен что является диагностическим при определении рода.

Характеристика мякоти базидиом будет неполной без определения вкуса и запаха. Вкус мякоти в разных частях базидиомы может быть различным – пресным, горьким, перечным и т.д. Вкус может проявиться по прошествии какого-то времени вначале пресный потом становится острым, горьким, перечным и т.д.

Запах базидиом лучше проявляется в момент сбора, потому что при подсыхании базидиомы он становится менее заметным. Базидиомы многих грибов пахнут фруктами, миндалем, анисом, редькой, хреном, какими-то приятными или неприятными запахами например, хлором старой селедки (запах триметиламина), солеными грибами и др.

Цвет мякоти и его изменение на воздухе резкое или постепенное побурение, покраснение, посинение или смена цвета одного на другой тоже характерны и важны для определения грибов. Например у подосиновиков мякоть на воздухе сереет, чернеет (поэтому их в быту называют черными грибами), у подосиновика красно-бурого мякоть на разрезе синее, у обабки окисляющегося розовеет, а основание ножки становится голубовато-зеленоватым. У сыроежковых грибов характерную окраску мякоти придает окисляющийся на воздухе млечный сок. Все эти характеристики зачастую находят отражение в названии видов – млечник пахучий, млечник лиловоющий, псилоболетин, листовичник (местн. – синяк), маслянок, перечный, маразмус, чесночный и т.д.

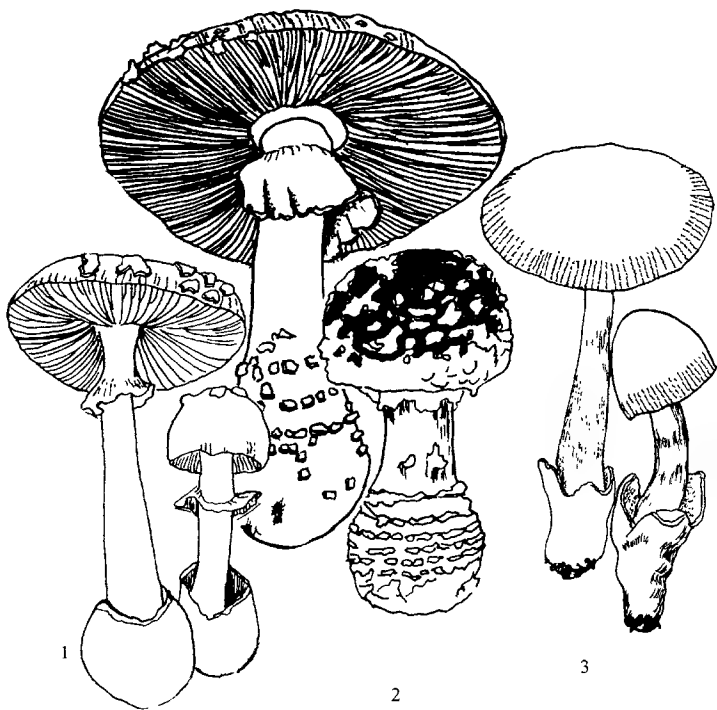


Рис 107 Базидиомы мухоморовых грибов (*Amanitaceae*) (ориг.): 1 – *Amanita citrina* – Мухомор вонючий
 2 – *A. muscaria* Мухомор красный 3 – *Amanitopsis vaginata* Поплавок серый



Рис 108. Остатки частного покрывала в виде кольца на ножке базидиом агарикоидных грибов (ориг.)
 1 – кольцо светло-желтое двойное внутреннее слизистое, наружное пленчатое, толстое пухлое (*Suillus grevillei* – масленок лиственничный); 2 – двойное кольцо шампиньона – *Agaricus* sp.; 3 – кольцо образовано разрывом общего покрывала – двойное сохраняющееся, внутреннее соломенно-желтое наружное – пурпуровое, разрывающееся на чешуйки (болетин азиатский, решетник – *Boletinus asiaticus*)
 4 – кольцо растрескивающимся сверху, по строению поверхности и цвету идентично поверхности шляпки и ножки ниже кольца, внутри белое волокнистое (*Cystoderma fallax*) 5 – кольцо повислое, гладкое пленчатое беловатое или серовато-фиолетовое (*Amanita porphyria*); 6 – вначале торчащее вверх, затем повислое кольцо *Anellaria semiovata*; 7 – пленчатое, снаружи серовато-сиреневое, внутри белое, кольцо масленка настоящего (*Suillus luteus*); 8 – войлочное кирпично-розовое кольцо огневки, рядовки перевязанной (*Tricholoma focale*)

7 5 6. Микроструктуры базидиом и систематические группы. Все микроструктуры базидиом – шляпка, гименофор, ножка, общее и частное покрывала, трама сложены различными типами грибных тканей. Покровные ткани различаются по месту расположения. На поверхности шляпки это пилеипеллис на ножке – стипитипеллис на гименофоре гименипеллис (гимений, гимениальный слой). Все внутренние части базидиом, лежащие под покровными структурами, объединены понятием «трама шляпки, ножки гименофора». Названия и местоположение тканей и основных микроструктур приведены на рис 109

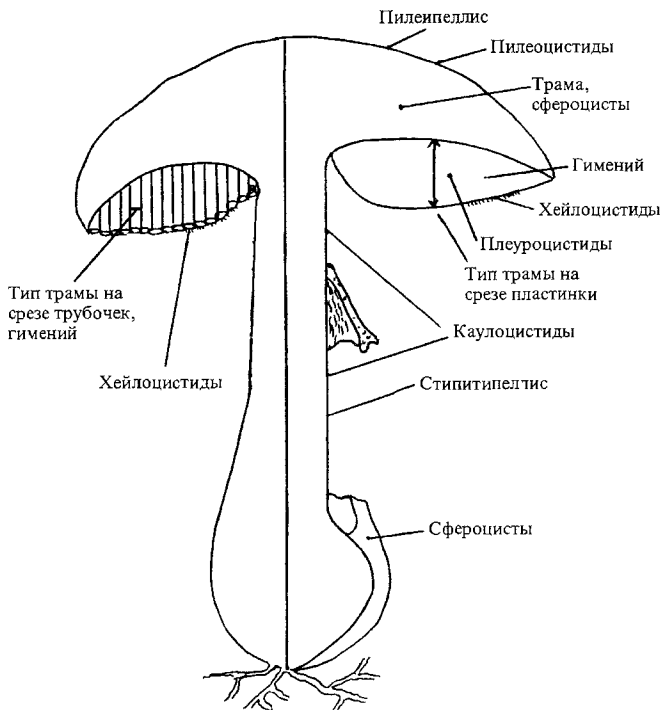


Рис 109 Расположение микроструктур в базидиомах агарикоидных грибов (*Agaricales s l*)

Микроструктуры трамы шляпки и ножки. Гифальная система агарикоидных грибов может состоять из нескольких (от одного до трех) типов гиф и быть моно-, ди- и амфитичной. Две последние системы по своему строению близки к афиллофоровым грибам и среди агарикоидных встречаются у видов порядка *Polyporales*. Трама сыроежковых грибов (порядок *Russulales*) кроме обычных генеративных гиф с характерными для базидиомицетов удлиненными формами и тонкими стенками содержат гнёзда круглых клеток называемых *сфероцистами* (рис. 110). Такие гнезда из сферических

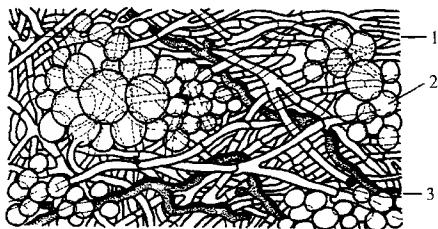


Рис 110. Строение гетеромерной трамы у грибов порядка сыроежковые (*Russulales*) [59]: 1 – гифы трамы 2 – сфероцисты 3 – млечные гифы

клеток нарушают механическую прочность тканей, поэтому базидиомы сыроежковых грибов (род *Russula*) непрочные на излом, хрупкие, ломкие, особенно пластинки У другого рода этого семейства груздей (*Lactarius*) сфероцисты располагаются в пластинках только в их основании, а в ткани шляпки и ножки встречаются так же часто как и у сыроежек Кроме того, трама груздей вся пронизана толстыми млечными гифами Наличие сфероцист в траме сыроежковых грибов – основной признак для выделения этих видов в порядок *Russulales* Трама содер-

жащая сфероцисты, является неоднородной, *гетеромерной*

Гомеомерная трама, состоящая только из гиф, характерна для двух порядков агарикоидных грибов – *Boletales* и *Agaricales* У некоторых групп порядка агариковых грибов в мякоти базидиом встречаются млечные гифы, а также метулоиды – толстостенные гифы конечные клетки которых в зрелых базидиом проникают в гименальный слой метулоидными цистидами. В базидиомах болевых грибов (порядок *Boletales*) встречаются олеоцисты, происхождение которых, как и метулоидных цистид связано с трамой.

Микроструктуры гименофора и гименального слоя Гименофор состоит из двух частей. Внутренняя, стерильная, часть называется мякотью, или трамой. На внешней поверхности трамы формируются субгименальный и гименальный слои гименофора.

Трама гименофора. Строение трамы широко используется в определении таксономической принадлежности агарикоидных грибов. Для изучения этого признака в средней части полной пластинки или посредине трубочек делают поперечный разрез пластинки и продольный на трубочках (рис. 111). Различают несколько типов трамы. Чаще всего ссылаются на типы трамы, выявленные Крайзедем [61]. В строении трамы учитываются размеры и форма гиф, их расположение относительно друг друга и центральной оси пластинки

Правильная, или регулярная трама сложена более или менее параллельно направленными гифами – от основания пластинки к ее краю

Неправильная или иррегулярная трама состоит из беспорядочно переплетающихся гиф

Неправильная (иррегулярная) трама с гнездами сфероцист – округлых клеток хорошо отличимых от основной ткани трамы

Билатеральная – состоит из тонкого параллельного слоя гиф центральной части или медиостратума пластинок и ответвляющихся от них под углом к гименальному слою и краю пластинок гиф

Псевдобилатеральная – расположение гиф аналогично таковому билатеральной трамы но отклоняющиеся от центральной части гифы – широкобулавовидные.

Инверсная крупные булавовидные гифы направлены к центральной оси пластинки при этом медиостратум (узкий центральный пучок параллельных гиф) не выражен.

Гименальный слой. Между трамой и гименальным слоем располагается субгименальный слой (субгименин). Он относительно однороден и особого таксономического значения в определении грибов не имеет Гименальный слой покрывает наружную поверхность пластинок и внутреннюю поверхность трубочек (рис. 112). Он состоит из базидии, на которых экзогенно на стеригмах образуются базидиоспоры, базидиол недоразвившихся базидий или их стерильных аналогов и стерильных клеток цистид. Они обычно значительно крупнее базидий и возвышаются над гименальным слоем Так же как и базидии настоящие цистиды образуются в субгименальном слое

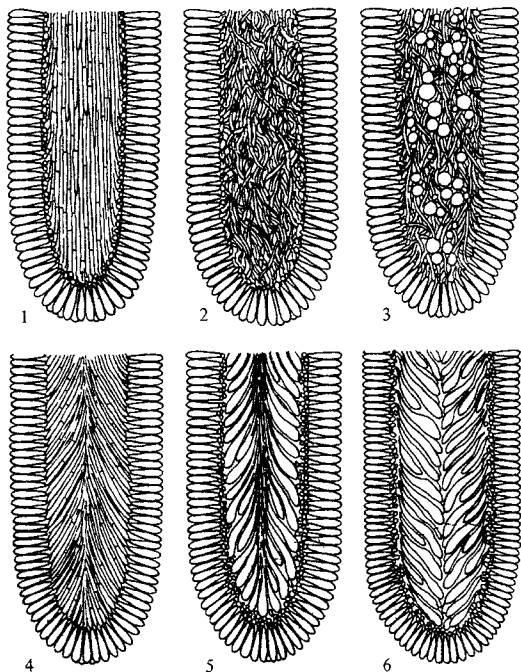


Рис 111. Строение трамы гименофора агарикоидных грибов [61]: 1 правильная регулярная; 2 - неправильная иррегулярная; 3 иррегулярная с гнездами сфероцист; 4 - билатеральная; 5 - псевдобилатеральная; 6 - инаерсная

Базидии агарикоидных грибов однородны по форме – чаще всего булавовидные. Обычное количество спор – четыре, однако иногда одновременно могут встречаться одно-, двух-, трехспоровые или только двухспоровые. Морфология базидии имеет особое значение при определении многих таксономических групп и видов. У некоторых групп навозниковых грибов встречаются базидии с утолщенными стенками. Базидии гимнофоровых грибов очень узкие и длинные в шесть и более раз превышающие длину споры. Базидии и споры созревают не одновременно поэтому в гимениальном слое имеются молодые базидии (базидиолы) на которых еще не появились стеригмы и споры, и вполне сформировавшиеся базидии. Объем базидии почти равен объему развивающихся на ней спор. Такие сведения приводит Зингер (цит. по [12]).

Споры агарикоидных грибов одноклеточные, с многослойной оболочкой (см. рис. 10). Обычно выделяют эндоспорий – тонкий и бесцветный внутренний слой, затем эписпорий – окрашенный слой у видов с окрашенными спорами. Это самый толстый слой, особенно у видов с неокрашенными спорами. Внешний слой, или экзоспорий, обычно орнаментированный – шиповатый, ребристый, бородавчатый, амилоидный (*Russulales*). У некоторых видов паутинниковых грибов (*Cortinarinus*, *Galerina*) эдиспорий прирастает неполностью и вздувается в таких местах в виде пузырьков. Поэтому оболочка спор почти

всегда орнаментированная бородавчатая морщинисто-бородавчатая. Около апекса часто выражен гладкостенный супраапикальный диск. На апикальном конце споры имеет пору, или калтус, тонкостенное выпуклое место. Кроме того эписпорий может быть частично свободным на значительном

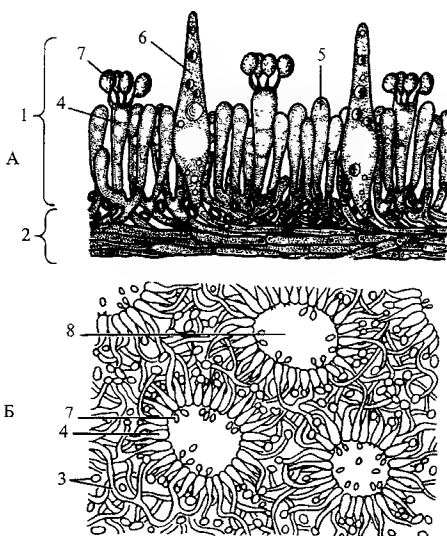


Рис. 112 Строение пластинчатого и трубчатого гименофора агарикоидных грибов А пластинчатый гименофор [59] 1 - гимениальный слой; 2 - субгимений; 3 - трама, 4 - базидии; 5 - базидиолы, 6 - цистиды; 7 - споры; Б трубчатый гименофор [55], 8 - поры другие структуры аналогичны пластинчатому гименофору

пространстве поверхности споры в виде вздутых пузырей. Такие споры называются калитратными [37]. Споры агарикоидных грибов асимметричны. Строение оболочки спор их форма, цвет имеют большое таксономическое значение. Широко в этом плане используется цвет спорового порошка. Все это константные признаки видов и групп грибов. Цистиды (стерильные элементы гимения) образуются в субгимениальном слое, так же, как и другие элементы гимения базидии и базидиолы. Цистиды местоположение которых ограничивается боковой поверхностью пластинок или внутренней поверхностью трубочек называются плевроцистидами, или плевроцистидами, расположенные по краю пластинок или по краю пор трубочек - хейлоцистидами. Цистиды встречающиеся в пилеипеллисе шляпки называются пилеоцистидами, в стипитипеллисе ножки - каутоцистидами (рис. 113).

Кроме того, цистидо-подобные структуры образуются в проводящих системах трамы. Это крупные толстостенные большого диаметра, чем окружающие их гифы, заканчиваются цистидо-подобными клетками. Они со временем могут проникать в гимениальный слой как на краю пластинок так и на сторонах [12]. Такие псевдоцистиды подразделяются на латифиферы или лактиферы, олеиферы или олеоцистиды. Латифиферы - толстые гифы, несущие млечный сок. Характерны для многих групп, в том числе и для груздей (*Lactarius*). Цистиды некоторых групп порядка *Boletales* со смолистой инкрустацией стенок зачастую окрашенные, называются олеоцистидами. Толстостенные цистиды - метулоиды, берущие начало в траме гименофора, относятся также к псевдоцистидам. Они встречаются в базидиомах некоторых *Polyporales* (*Panus rudis*). *Agaricales* (*Inocybe* - волоконницы). Зачастую такие метулоидные цистиды несут шапочку кристаллов. Окрашенные псевдоцистиды, несущие желтое содержимое, получили название хризоцистид. Они встречаются у чешуйчаток (*Pholiota*) строфарий (*Stropharia*), ложных опят (*Nematoloma*) в семействе строфариевых грибов (*Strophariaceae*).

Широко используется при определении видов строение цистид, особенно их апекса. Он может быть широкоовальным, заостренным лопатовидным, вильчатым с выростами в виде рогов или клюва, бородавчатым, гарпуновидным, древовидным, головчатым, нести шапочку кристаллов, слизь, в которой находятся кристаллы, и т.д. Содержимое цистид монотонно и однородно у многих групп или амилоидное или содержит рефракционное содержимое, может быть зернистым, содержать крупные капли, становиться коричневым в КОН. Кристаллы на цистидях некоторых видов рода *Psathyrella* в NH₄ становятся оливково-зелеными.

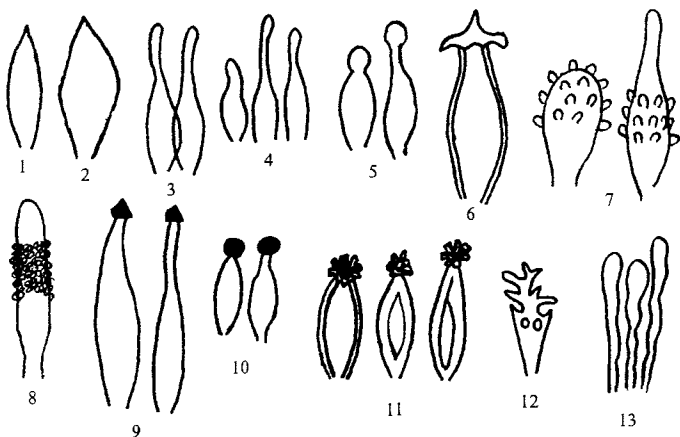


Рис 113. Типы пластин гимениального слоя базидиом агарикоидных грибов: 1 – ланцетовидные 2 – широколанцетовидные, 3, 4 – бутылковидные 5 – головчатые, 6 – толстостенные с выростами 7 – зернистые, бородавчатые; 8 – цилиндрические с инкрустацией; 9 – метулоиды с гарпуновидной шапочкой кристаллов; 10 – тонкостенные с шапочкой кристаллов; 11 – толстостенные с шапочкой кристаллов; 12 – ветвистые 13 – булавовидные

Микроструктуры пилеипеллиса и стипитипеллиса. Пилеипеллис и стипитипеллис – покровные ткани шляпки и ножки зачастую по своему строению близки. Выделяют пять типов пилеипеллиса [26]

Кутис – сухой или влажный, но не клейкий, на вид гладкий пилеипеллис состоит из недифференцированных или слабодифференцированных гиф приблизительно одного диаметра расположенных более или менее параллельно поверхности шляпки лишь иногда с отдельными торчащими гифами или пучками гиф (рис. 114)

Искокутис – клейкий или слизистый, при подсыхании блестящий пилеипеллис отличающийся от кутиса тем что его внешний слой состоит из более тонких желатинизированных гиф расположенных однако, так же, как и другие, более или менее параллельно поверхности шляпки.

Триходермис – сухой или слегка влажный, но не клейкий, на вид матовый, шероховатый мелкочешуйчатый пилеипеллис, состоящий из расположенных перпендикулярно поверхности шляпки гиф, клетки которых обычно несколько отличаются по диаметру или по форме от клеток мякоти шляпки. Пучки этих торчащих гиф часто образуют чешуйки.

Искотриходермис – клейкий или слизистый при подсыхании обычно блестящий пилеипеллис отличающийся от триходермиса тем, что его внешний слой образован более тонкими желатинизированными гифами. Эти гифы расположены так же как и в триходермисе, т.е. более или менее перпендикулярно к поверхности шляпки

Эпителии – сухой или влажный но не клейкий обычно гифоанный, под микроскопом гименовидный пилеипеллис, состоящий из видоизмененных гиф, окончания которых расположены перпендикулярно поверхности шляпки и образованы сильно расширенными и укороченными плотно прилегающими друг к другу как бы спрессованными и деформированными клетками

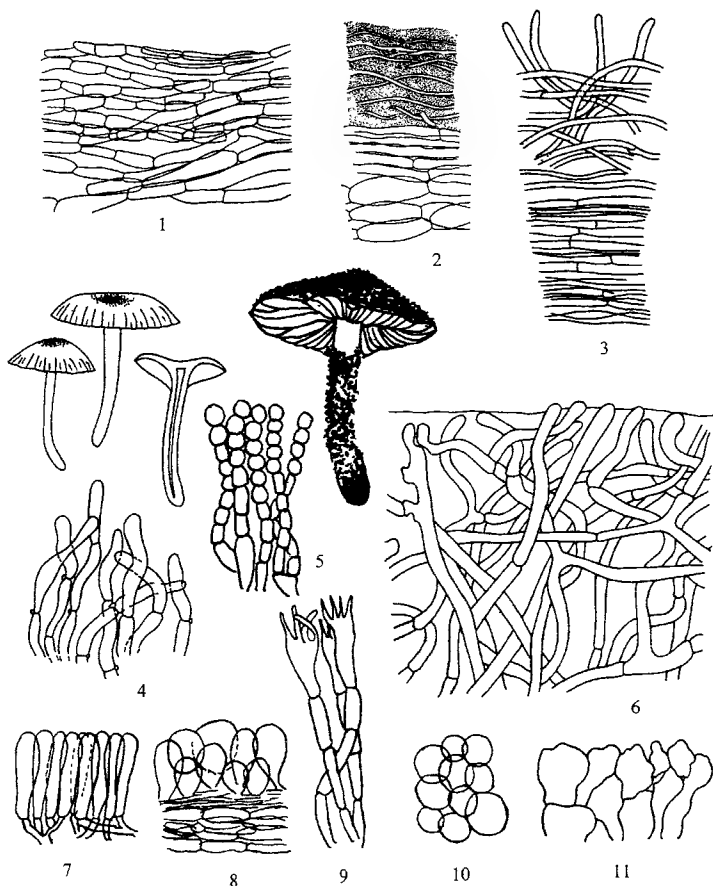


Рис. 114. Типы пилеипеллиса у агарикоидных грибов. 1 – кутис *Cortinarius violaceus* [37], 2 – иксокутис *Hygrocybe formicata* [63] 3 – иксокутис *Cuphophyllus subviolaceus* [23]; 4 – триходермис (элементы чешуек центра шляпки) *Pseudohygrocybe calciphila* [23]; 5 – триходермис (элементы чешуек пилеипеллиса) *Cystoderma granulatum*; 6 – иксотриходермис *Hygrophorus pudorinus* [23], 7 – гименодермис [63]; 8 – гименодермис *Panaeolus guttatus* [63]; 9 – рамеальный тип пилеипеллиса *Marasmius ramealis*; 10 – эпителий *Melanophyllum echinatum* [63]; 11 – эпителий *Camarophyllopsis foetens* (по Hesler Smith 1963) [23]

7.6. Субстрат и трофические группы грибов. По сравнению с другими микроорганизмами грибы принимают доминирующее участие в распаде сложных веществ в природных условиях, особенно клетчатки и лигнина, дающих основную массу органических веществ на земле. Это разложение реализуется в основном высшими базидиальными и сумчатыми грибами в том числе и макромицетами. Кроме того, они определяют метаболизм наземных растений путем снабжения их элементами минерального питания и водой. Такие грибы образуют симбиотические связи и входят в группу симбиотрофы. Обладая в высшей степени развитым ферментным аппаратом другие группы высших грибов принимают участие в деструкции мертвого органического вещества, заключенного в опаде подстилке и опаде. Такие виды объединены в группу *сапротрофы*. Кроме того, существует еще одна, не столь многочисленная среди макромицетов, группа паразитных грибов – *паразиты*. Вот эти три группы выделенные по трофическому признаку характеризуют направленность и скорость вещественных и энергетических процессов, происходящих в лесных биогеоценозах [8; 9]. Группировки грибов в биогеоценозах разнятся между собой видовым составом численностью трофической структурой и динамикой обитания их на субстратах во времени, что выражается в сукцессии (смене) видов на субстратах и в группировках грибов. Изучение трофических связей грибов с автотрофами – одна из основных задач микозокологических исследований, причем ее расширение очень важно прежде всего для прогресса самих этих исследований их перехода на количественно-аналитический уровень который открывает возможность точной оценки роли каждого вида в материально-энергетическом балансе конкретной экосистемы. Основным методом, с помощью которого решается данная задача, являются наблюдения в природной обстановке [1]. Легче всего устанавливаются трофические связи сапротрофных грибов. Для этого достаточно фиксировать наличие базидиом на древесине той или иной породы. Однако необходимо иметь в виду, что в таежной зоне довольно часто наблюдается рост на древесине целого ряда микоризообразователей, сохраняющих при этом связь с растением-симбиотом. С подстилочными сапротрофами несколько сложнее. Лишь у той их части, которую принято называть сапротрофами опада, можно выявить субстрат без особых затруднений. Для остальных видов этой группы, привнесенных к более или менее сильно метаморфизированным нижним слоям подстилки бывает очень сложно выделить ее фракции, разложение которых они осуществляют. Трудность еще и в том, что многие виды не имеют строгой специализации. На нижних слоях лесной подстилки, переходящих в гумус, замыкаются все существующие в экосистеме детритные пищевые цепи, и многие виды грибов могут быть отнесены к двум трофическим группам одновременно – к гумусным сапротрофам и микоризным симбиотрофам. Однако многие из таких видов могут развиваться вне леса, что свидетельствует об их явной принадлежности к группе гумусных сапротрофов. Остальные, трофическая принадлежность которых неясно выражена могут быть отнесены к группам облигатных симбиотрофов или факультативных необлигатных гумусных сапротрофов. Облигатные, обязательные симбиотрофы не способны развиваться на целлюлозе (опыты в культурах) без добавления легкодоступных источников углерода. Такие виды не участвуют в противоположность сапротрофам в ее деструкции. У большинства симбиотрофов отсутствуют в ферментативном наборе гидролитические ферменты необходимые для окисления лигнина [8].

Для выделения трофических групп грибов-макромицетов в природе может служить схема трофических групп Коваленко [22] (табл. 18)

Таблица 18

Трофические группы макромицетов [22]

I Сапротрофы

На опаде – *Fd (folia desecta)*

На подстилке – *St (stramentum)*

На гумусе – *Hu (humus)*

На древесине – *Le (lignum epigaeum)*

На неразрушенной древесине – *Lei (lignum epigaeum integrum)*

На разрушенной древесине – *Lep (lignum epigaeum putridum)*

На корнях и погребенной в почве древесине – *Lh (lignum hypogaeum)*

На мхах – *M (musci)*

На плодовых телах грибов *Mm (macromycetes)*

На экскрементах *E (excrementum)*

II. Симбиотрофы

Микоризообразователи – *Mr (micorisa)*

III. Паразиты

Факультативные на деревьях и кустарниках – *P (parasitum)*

Е Споры с порой

- Ж Покров шляпки клеточный Споры бурые Больбитиевые – *Bolbitiaceae*
 ЖЖ Покров шляпки из гиф
 З Шляпка ребристая тонкая Ножка обычно трубчатая Споровый порошок темный
 черный
 ЗЗ Шляпка мясистая гладкая. Ножка сплошная, с плечатым кольцом и кортиной
 Споровый порошок бурый или черный..... Строфариевые – *Strophariaceae*

ЕЕ Споры без поры

- Ж Споровый порошок черный пластинки толстые Споры веретеновидные.....
 Мокруховые – *Gomphidiaceae*
 ЖЖ Споровый порошок бурый
 З С кортиной резе с плечатым кольцом или без покрывала и тогда споры
 шероховатые или фасолевидные, гладкие Паутинниковые – *Cortinariaceae*
 ЗЗ Без покрывала. Край шляпки загнутый. Пластинки низбегающие. Споры
 эллипсоидные Свинущковые *Paxillaceae*

ДД Шляпка боковая. Споровый порошок бурый На сухой древесине

- Е Шляпка плотная, мясистая. Споры гладкие. Свинущковые – *Paxillaceae*
 ЕЕ Шляпка тонкая. Споры гладкие или шероховатые.....
 Крепидотовые *Crepidotaceae*

АА Гименофор трубчатый

- Б Споровый порошок бурый, оливково-бурый желтый розовый..... Болетовые – *Boletaceae*
 ББ Споровый порошок черный порфиновый..... Шишкогрибовые – *Strobilomycetaceae*

Порядок Polyporales. Грибы порядка *Polyporales* характеризуются плодовыми телами с центральной, эксцентрической укороченной или вовсе отсутствующей ножкой. Они могут быть мясистыми, сухими, или кожистыми, или почти деревянистыми, или мягкопробковыми. Поверхность шляпок часто гладкая или войлочно-волосистая либо чешучатая. Гименофор пластинчатый до пористого с наличием частного покрывала или нет. Споры – цилиндрические удлинённо-эллипсоидные или аллантоидные, не амилоидные. Споровый порошок белый, кремовый или лиловый, сероватый. Гимениальный слой содержит хейлоцистиды. Плеуроцистиды присутствуют или нет. Большинство метулоидные толстостенные.

Основные типы базидиом полипоровых грибов представлены на рис. 115. На нем просматривается два типа базидиом. Во-первых, они различаются по строению гименофора – пластинчатый и пористый, во-вторых, по консистенции мякоти – с пористым гименофором мякоть плодовых тел пробковая, кожистая, упругая или жестковатая. Базидиомы пластинчатых полипоровых грибов чаще всего относятся к мягкомясистым грибам. Консистенция мякоти базидиом зависит от строения гифальной системы, которая у полипоровых грибов может быть сложена одним или двумя типами гиф. Все полипоровые грибы – ксилотрофы.

Порядок представлен одним семейством – *Polyporaceae* и шестью родами, многие виды которых широко распространены в группировках грибов и обычны в студенческих сборах. Это роды *Polyporus*, *Pleurotus*, *Panus*, *Lentinus*.

Порядок Boletales. Все мяскомясистые агарикоидные базидиомицеты, имеющие трубчатый гименофор, отнесены к порядку болетовых грибов. Это виды семейства шишкогрибовых (*Strobilomycetaceae*) и болетовых (*Boletaceae*) грибов. По сходству микроскопического строения гимениального слоя и по биохимическим признакам, выражающимся в сходстве составов пигментов, к этому порядку отнесены два семейства темноспоровых свинущковых (*Paxillaceae*) и мокруховых (*Gomphidiaceae*) пластинчатых грибов.

Плодовые тела в шляпке и ножке легко разделяются между собой. Для большинства видов гименофор легко отделим от мякоти шляпки. У видов с трубчатым гименофором трубочки легко делимы или сростшиеся. Трама трубочек билатеральная. Почти все виды наземные, кроме монотипного рода хамониксии (*Chamonixia*) с подземными плодовыми телами. В филогенетическом отношении он является гастероидным предком болетовых грибов и относится к агарикоидным гастеромицетам [60]. Плодовое тело хамониксии желвакообразное с колумеллой, переходящей в ножку. Глеба камерная или трубчатая. Перидий хорошо выражен. Экзоперидий шерстистый. Тип развития

плодового тела ангиокарпный У других болетовых встречаются гимнокарпный, псевдоангиокарпный. Общее покрывало войлочное-пленчатое слизистое или отсутствует Частное покрывало проявляется по-разному. Трама мягкомясистая мономитичная Споры эллипсоидные, цилиндрические до веретеновидных, гладкие или орнаментированные, бесцветные или окрашенные, не амилоидные, всегда цианофильные редко с неясной порой. Цистиды в некоторых родах имеются Ключ для определения болетовых грибов приведен в табл 21 Типичные плодовые тела представлены на рис 106; 108-1, 3, 7 116)

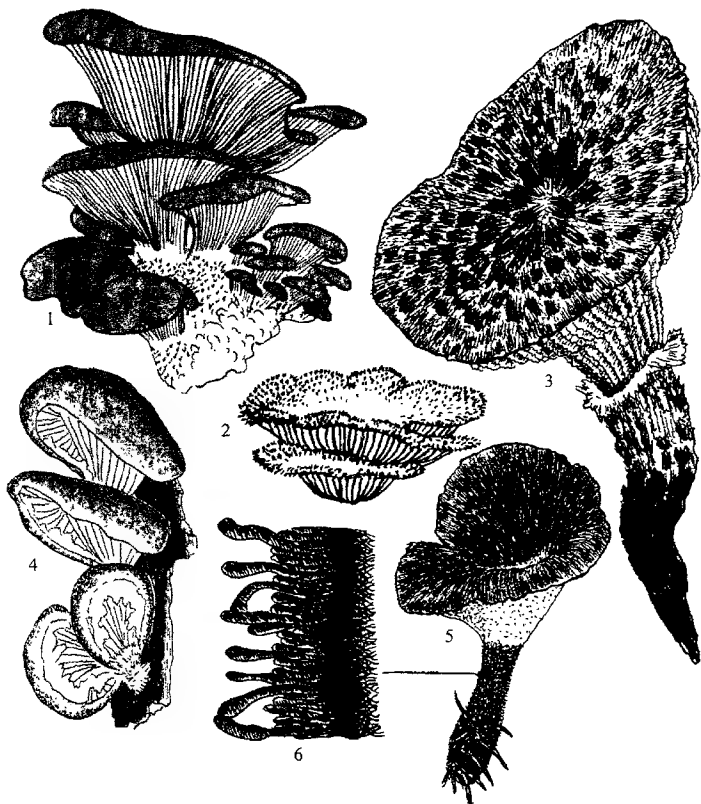


Рис 115 Тылы базидиом видов порядка Polyporales (ориг.): 1 - *Pleurotus ostreatus* - Вешенка устричная, 2 - *Panus rudis* - Панус грубый; 3 - *Lentinus lepideus* - Лентинус чешуйчатый, шпальный гриб; 4 - *Pleurotus calyptratus* - Вешенка покрытая; 5 - *Polyporus melanopsis* - Полипорус черноногий 6 - строение стипитипеллиса Полипоруса черногого [3]

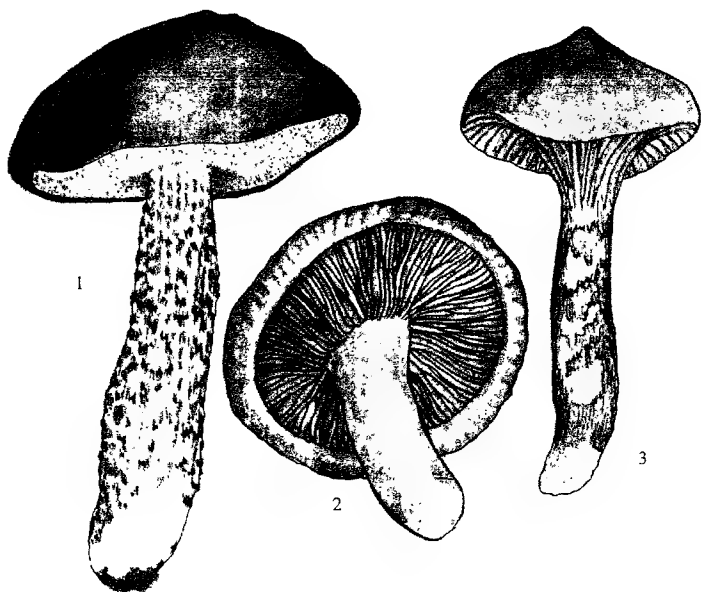


Рис 116 Базидиомы видов порядка Boletales (опир.) 1 – *Boletaceae* 2 *Paxillaceae* 3 – *Gomphidiaceae*

Таблица 21

Ключ для определения семейств грибов порядка *Boletales* [45]

1 Гименофор трубчатый.....	2
– Гименофор пластинчатый.....	3
2 Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый, розовый. Шляпка подушковидная, выпуклая сухая, волокнистая короткоопушенная или мелкочешуйчатая или слизистая гладкая, или вросшечешуйчатая. Окраска различная: красно-, каштаново-, оливково-, оранжево-, желто-бурая, иногда почти белая, серая нередко пятнистая неравномерно окрашенная. Мякоть вначале твердая, затем мягкая сминающаяся, у большинства видов белая или желтоватая, у многих на изломе и при надавливании – меняющая окраску. Вкус мякоти пресный, приятный реже горький, жгуче-перечный. Гименофор трубчатый, легко отделимый от мякоти шляпки. Трубочки сросшиеся между собой или свободные, легко делимые. Гименофор у ножки различно прикрепленный, низбегающий или свободный, у молодых базидиом светлый, почти белый или иной, затем сероватый грязно-бурый, желтый, оливково-табачный, желто-бурый. Поры трубочек округлые или вытянутые угловатые, нередко с неровными или косо срезанными краями, мелкие или крупные, зачастую иначе окрашенные, чем трубочки. Споры гладкие, удлинненно-овальные, веретеновидные, яйцевидные, окрашенные. Ножка центральная плотная очень редко с полостями цилиндрическая ровная к основанию расширяющаяся или сужающаяся иногда	

почти клубневидно-вздутая Поверхность продольно-волоконистая, мелкочешуйчатая либо бородавчатая, с каплями жидкости, либо с ячеисто-сетчатым узором от избегающих иногда почти до основания стерильных пор, иногда со слизистым пленчатым, войлочно-волоконистым одинарным либо двойным кольцом семейство *Boletaceae* – Ботетовые
(Семейство включает в себя 12 родов. Наиболее распространены и часто встречаются виды родов *Boletinus*, *Suillus*, *Xerocomus* *Chalciporus*, *Boletus*, *Leccinum*, в Сибири *Psiloboletinus*)

– Споровый порошок черный порфиновый. Шляпка войлочная чешуйчатая. Трубочки гименофора серые черные, грязно-розовые, порфирово-бурые, от дааления буреющие или чернеющие. Трама шляпки белая, желтоватая, на разрезе буреющая, синеющая краснеющая чернеющая. Ножка чешуйчатая бархатистая, ребристая, серая охристая, розово-бурая, черно-бурая. Базидиомы с пленчатым покрывалом либо без него. Симбиотрофы в широколиственных лесах. Семейство насчитывает три рода Все они малочисленны. В Сибири не встречаются.....

..... семейство *Strobilomycetaceae* – Шишкогрибовые
3 Споры веретенновидные, удлинено-овальные, гладкие дымчато или оливково-бурые в массе темно-бурые, почти черные Шляпка выпуклая, часто с бугорком слизистая или липкая либо сухая волоконистая розовая, каштаново- или желто бурая Пластижки нисходящие дугообразные, толстые редкие, вначале светлые, затем темнокрашенные от спор Покрывало слизистое или волокнистое Ножка сплошная, плотная, цилиндрическая, продольно-волоконистая, иногда с неровными поясками – остатками слизистого или волокнистого покрывала.....

..... семейство *Gomphidiaceae* – Мокруховые
– Споровый порошок кремово-белый до бурого или оливково-бурого Базидиомы без покрывала, гимнокарпные преимущественно крупные мясистые. Шляпка выпуклая вдавленная либо широковоронковидная с подвернутым вниз краем, гладким войлочным или бахромчато-опушенным сухая либо слабослизистая, коричнево-бурая с оливковым, розово-красноватым либо желтым оттенком, реже оранжевая. Мякоть светлее окрашенная на изломе или при надавливании, так же как и все части базидиомы, буреющая Вкус пресный либо горький Пластижки нисходящие на ножку частые, легко отделяющиеся от мякоти шляпки, у одних видов довольно толстые и узкие с анастомозами, напоминающими линейные неправильной формы поры, у других видов пластижки тонкие, частые розовато бурые, либо оранжевые, либо оливково-бурые Споры овальные или почти шаровидные гладкие, мелкобородавчатые Ножка преимущественно центральная, реже эксцентричная боковая или отсутствует упругая сплошная редко полая, часто толстая, продольноволокнистая или войлочно-опушенная цвета шляпки либо темнее.....

..... семейство *Paxillaceae* – Свинушковые

Порядок Agaricales [63]. Плодовые тела мяскомясистые либо упруго-, жестковомысистые в большинстве случаев со шляпкой и с ножкой плеуротонидные, шифеллоидные или резупинатные, с однородным пластинчатым либо с разнопластинчатым гименофором, редко плодовые тела сехотонидные формы Трама мономитичная Споры гиалиновые пигментированные амилонидные, дистриноидные цианобильные, орнаментированные либо гладкие С общим и частным покрывалом либо без. Цистиды различных типов в гимениальном слое и покровных тканях базидиом Симбиотрофы сапротрофы реже паразиты.

Таблица 22

Ключ для определения семейств порядка *Agaricales* s str [45]

- | | |
|--|---|
| 1 Споры в зрелости бесцветные или светлоокрашенные – розовые, желтоватые, кремовые, светло-буроватые | 2 |
| – Споры в зрелости интенсивно окрашенные – желто-бурые, фиолетово-, пурпурно- или черно-бурые | 8 |
| 2 (1). Споры и пластижки в зрелости розовые | 3 |
| – Споры бесцветные или светлоокрашенные, но не розовые | 4 |
| 3 (2). Споры шаровидные и овальные, с несколькими выпуклыми продольными ребрами или угловатыми выростами, реже мелкобородавчатые. Грибы обитают на почве | |
| семейство <i>Entolomataceae</i> – Энтоломовые | |
| – Споры овальные, гладкие Грибы обитают преимущественно на древесине | |
| семейство <i>Phuteaceae</i> – Плотеевые | |

4 (2) Споры бесцветные, овальные, гладкие. Базидии очень длинные – в 6-7 раз длиннее спор	
Пластины толстые, восковидные, образованные билатеральной или правильной трамой	
..... семейство <i>Hygrophoraceae</i> – Гигрофоровые	
– Базидии короче. Признаки плодовых тел иные	 5
5 (4). На почве, подстилке опаде, но не на древесине. Базидиомы с общим и частным покрывалами, от которых с возрастом остаются на ножке кольцо и вольва или только вольва, только кольцо. Базидиомы мясистые, затгнивающие после созревания спор	 6
– На древесине и на почве. Базидиомы без вольвы, очень редко с кольцом, после созревания иногда басыхающие. Если базидиомы крупных размеров плотно и деревянисто-мясистые – то на древесине если мелкие, перепончато-мясистые – тогда преимущественно на почве, опаде, мелких веточках и других растительных остатках	 7
6 (5). Базидиомы только с вольвой или с вольвой и кольцом на ножке. Шляпка гладкая, иногда с бородавками или толстутками от покрывала или очень слизистая, часто с рубчатым краем Споры бесцветные, почти всегда гладкие, шаровидные и широкоовальные. Грибы обитают на почве	
..... семейство <i>Amanitaceae</i> – Аманитовые	
На ножке только кольцо – тонкое, пленчатое или рыхлое толстое часто воилочное, иногда подвижное или исчезающее. Грибы обитают на гумусе подстилке на различных растительных остатках преимущественно на открытых травянистых местах, на полях и лугах, оранжереях, реже в лесах	
..... семейство <i>Lepiotaceae</i> – Лепоитовые	
(В данной интерпретации семейство объединяет белоспоровые виды четырех родов четником включенные Мозером [63] в семейство <i>Agaricaceae</i> – Агариковые грибы)	
7 (5). Базидиомы в основном на древесине, мясистые, средних и крупных размеров – шляпка более 5 см в диаметре уховидная, раковинovidная, языковидная или широковоронковидная. Ножка часто отсутствует тогда шляпка боковая или сидячая; реже ножка боковая или центральная	
..... семейство <i>Pleurotaceae</i> – Плевротовые, Вешенковые	
(виды семейства, за небольшим исключением помещены Мозером [63] в порядок <i>Polyporales</i>)	
Плодовые тела с центральной или эксцентрической ножкой, различных размеров, формы и окраски Обитают преимущественно на почве, на подстилке отмерших и живых плодовых телах грибов, на местах костров, на гумусе и т.п. Если грибы растут на древесине, то ножка бархатисто-опушенная или красочешуйчатая, иногда деревянистая, с кольцом, а также нитевидная – тогда плодовые тела мелкие, перепончато-мясистые, растут очень часто пучком	
..... семейство <i>Tricholomataceae</i> – Трихоломовые, Рядовковые	
8 (1). Споры охряно-, желто- или ржаво-бурые	 9
Споры пурпурно- фиолетово- или черно-бурые	 15
9 (8). Грибы обитают преимущественно на древесине	 10
Грибы обитают на подстилке и различных растительных остатках, на гумусе, навозе	 14
10 (9). На древесине Плодовые тела мелкие до средних шляпка около 3-4 см в диаметре, преимущественно без ножки, с боковыми, сидячими уховидными или раковинными шляпками. Пластины веерообразные, trama правильная. Споры охряно-бурые, иногда светлые, грязно-кремовые, без поры прорастания	
..... семейство <i>Crepidotaceae</i> – Крепидотовые	
– Плодовые тела с развитой центральной ножкой	 11
11 (10). Плодовые тела преимущественно мяскомясистые, средних и крупных размеров – шляпка от 3 – 5 до 12 см в диаметре	 12
– Плодовые тела мелкие – шляпка 2-3 см в диаметре, тонко- и перепончато-мясистые	 13
12 (11). На древесине. Ножка с пленчатым реже волокнистым кольцом, которое иногда с возрастом исчезает. Споры коричнево-бурые гладкие или неравномерно-гребенчатые (орнаментация оболочки различна только под электронным микроскопом). В гименальном слое имеются хейло- или хризостиды	
..... семейство <i>Strophariaceae</i> – Строфариевые	
– Споры бородавчатые или шероховатые	
..... семейство <i>Cortinariaceae</i> – Паутинниковые	
13 (11). На отмершей древесине и других растительных остатках. Плодовые тела мелкие, обычно неяркоокрашенные с сухой хрупкой мелкочешуйчатой либо волокнистой шляпкой, длинной половиной и гладкими спорами, или споры бородавчатые, неравнобокие, а край пластинок с хейлоцистидами	
..... семейство <i>Cortinariaceae</i> – Паутинниковые	
На лесном гумусе, среди мхов, на остатках древесины. Плодовые тела мелкие, хрупкой консистенции, с более или менее конусовидной шляпкой часто перепончатомысяистой, полупрозрачной, радиально рубчатой, с тонкими и редкими пластинками и нитевидной ножкой	
..... семейство <i>Cortinariaceae</i> – Паутинниковые (род <i>Galerina</i>)	

14 (9). Плодовые тела средних, нередко крупных размеров шляпка от 3 – 5 см до 7 – 10 см в диаметре с волокнистыми или хлопьевидными остатками по краю шляпки с паутинистыми поясками, реже с пленчатым кольцом на ножке, часто со сферическими в покровных тканях. Споры ржаво- или табачно-бурые, как исключение – светлые, почти белые, главным образом бородавчатые или шероховатые, иногда угловато-бугристые или звездчатой формы – тогда с более или менее конической радиально-волоконистой шляпкой часто чешуйчатой или трещиноватой и пластинками с белым хлопьевидным от многочисленных хейлоцистид красн

..... семейство *Cortinariaceae* – Паутинниковые (род *Inocybe*)

Плодовые тела преимущественно мелкие (шляпка до 3 см в диаметре) реже средних размеров (шляпка 5 – 6 см), тонкомясистые, хрупкие иногда слизистые, с расплывающимися в дождливую погоду пластинками, встречаются в лесах и садах, реже на полях и лугах, на навозе, гниющей соломе и других растительных остатках

..... семейство *Bolbitiaceae* – Больбитиевые

15 (8). Споры черные или черно-бурые, большей частью непрозрачные, с порой прорастания, овальные, лимоновидные, изредка корончатой формы. Плодовые тела короткоживущие; в некоторых видах пластинки и мякоть после созревания расплываются каплями чернильно-черной жидкости

..... семейство *Coprinaceae* – Коприновые, Навозниковые

Споры пурпурно или фиолетово-бурые

16 (15). Плодовые тела у большинства видов плотно- и толстомясистые, крупные, шляпка до 15 см в диаметре с общим и частным покрывалами Шляпка у большинства видов сухая шелковистая

волоконисто-чешуйчатая реже гладкая. Мякоть хорошо развитая, белая, иногда розовеет или желтеет на изломе. Споры в зрелости пурпурно-бурые, почти черные у молодых плодовых тел розовато-буроватые. Ножка часто короткая, толстая, с кольцом – войлочным или пленчатым иногда двойным. Встречаются на полях, лугах, выгонах, у хозяйственных построек на удобренной почве, на гниющих древесных и других растительных остатках, реже в лесах

..... семейство *Agaricaceae* – Агариковые, Шампиньоновые

– Плодовые тела более мелкие шляпка 1 – 3, до 3 – 7 см в диаметре, тонкомясистые, часто хрупкие

17 (16). Шляпка слизистая или сухая, иногда яркоокрашенная, у некоторых видов с остатками покрывала

по краю с дилово серно- или оливково-коричневыми пластинками и эпикутисом из гиф. Ножка длинная изредка слизистая упругая, часто с волокнистым или узким пленчатым кольцом. Споры темно-бурые, с фиолетовым или темно-пурпуровым оттенком гладкие овальные с порой прорастания. Цистиды часто многочисленные. Обитают на гумусе и удобренной почве, на навозе, на древесных и других растительных остатках в лесах, на лугах и болотах

..... семейство *Strophariaceae* – Стрoфариевые

Мелкие и средних размеров плодовые тела хрупкой, часто очень нежной консистенции преимущественно с конусовидной по краю рубчатой шляпкой, с клеточным эпикутисом, с приросшими черными или черно-фиолетовыми пластинками, темно-пурпуровыми гладкими спорами с порой прорастания, многочисленными вытянутыми хейлоцистидами и хрупкой белой ножкой. Обитают на гумусе и остатках древесины в садах, лесах, парках

..... семейство *Coprinaceae* – Навозниковые

Сем *Entolomataceae* Плодовые тела гимнокарпные, мелкие до средних, преимущественно тонко и мягкомясистые, после созревания загнивающие. Шляпка полушаровидная конически-колокольчатая затем до плоскораспростертой или воронковидно-вдавленной, сухая часто гиетрофанная мелкочешуйчатая или гладкая нередко радиально-рубчатая в основном буроватых сероватых тонов неяркая; если гиетрофанная то при высыхании светлеет. Пластинки приросшие или нисходящие беловатые, сероватые или буроватые в зрелости розовые от спор с правильной трамой. Споры шаровидно- или овально-угловатые до ромбовидных или звездчатых реже мелкобородавчатые или ребристые, розовые. Цистиды лишь у немногих видов. Ножка центральная цилиндрическая, продольно-волоконистая, сплошная или полая, часто одноцветная со шляпкой. Сапротрофы и симбиотрофы

Сем *Phaeaceae* Базидиомы гимнокарпные или гемангиокарпные, с общим покрывалом или нет, с центральной ножкой, легко отделяющейся от шляпки. Шляпка ширококолокольчатая затем выпуклая или плоская, с прямым тонким краем гладковолокнистая, бархатистая или тонкочешуйчатая морщинистая шелковистая или слизистая у большинства видов неярко окрашенная. Мякоть мягкая гифы с пражками или без. Пластинки свободные, широкие, белые, затем розовые или буровато-розовые, нередко с хлопьевидно опушенным краем образованные инверсной трамой Споры в массе розовые

иногда с буроватым или красноватым оттенком овально-яйцевидные гладкие Цистиды имеются у большинства видов – бутылковидные или булабовидные, иногда толстостенные, с роговидными выростами на верхушке или веретеновидно-вытянутые. Ножка цилиндрическая, сплошная, продольно волокнистая, у рода *Volvariella* – с широкой свободной вольвой. Обитают в лесах на пнях и других остатках древесины, на удобренной почве в огородах садах полях Базидиомы появляются на протяжении всего лета и осенью Отличаются широким ареалом распространения, многие виды космополитные.

Сем *Hygrophoraceae* Базидиомы гимнокарпные, реже вторично ангиокарпные или первично ангиокарпные, мясистые или не очень загнивающие после созревания Шляпка и ножка сросшиеся плохо отделяющиеся друг от друга. Шляпка плосковыпуклая или коническая иногда распростертая часто яркой окраски – желтая, оранжевая кроваво-красная а также белая или буроватая, нередко липкая покрытая слоем слизи, которая спускается на ножку либо шляпка гиетрофанная, влажная, иногда сухая Пластины у большинства видов толстые редкие образованы билатеральной или правильной трамой, восковидные, светлые Споры бесцветные, в массе белые овально-эллипсоидальные гладкие как правило не амилоидные Базидии длинные – в 6-7 раз длиннее спор, двух-четырёхспоровые. Цистиды обычно отсутствуют; в редких случаях имеются хейлоцистиды Ножка центральная, сплошная, реже полая, цилиндрическая продольно-волоконистая с мучнисто-отрубевидным налетом или мелкочешуйчатая, иногда слизистая

Обитают в различных лесах на почве, гумусе лесной подстилке, реже на остатках древесины Сапротрофы, симбиотрофы Многие гиетрофоровые – типичные обитатели открытых пространств, растут среди травы на лесных опушках лугах и пастбищах Гиетрофоровые отличаются широким ареалом распространения, встречаясь на всех континентах кроме Антарктиды многие виды – космополиты (рис. 117)

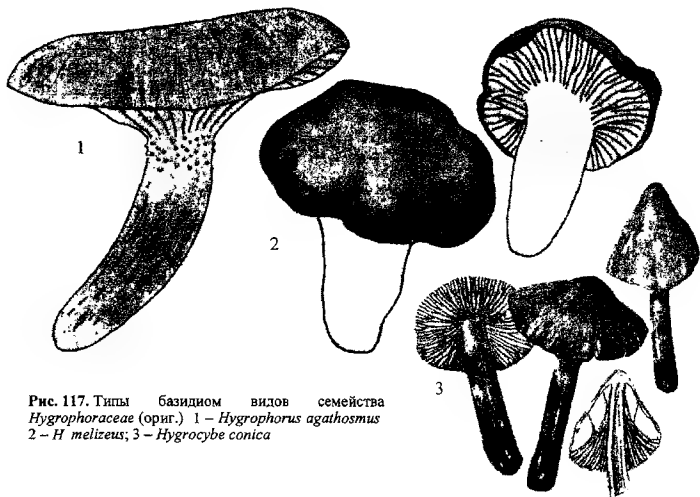


Рис. 117. Типы базидиом видов семейства *Hygrophoraceae* (ориг.) 1 – *Hygrophorus agathosmus* 2 – *H. melizeus*; 3 – *Hygrocybe conica*

Сем *Amanitaceae*. Базидиомы гимноангиокарпные, с общим и частным покрывалами, средних и крупных размеров. Шляпка вначале полушаровидная или ширококолокольчатая, затем выпуклая или плоская, реже вдавленная нередко с рубчатым краем гладкая, влажная или слизистая, красная желтая или менее яркая, светлобуроватая с легкими оттенками до белой, часто с остатками покрывала в виде более или менее крупных лоскутков или бородавок Мякоть базидиом мягкая, хорошо развитая не

меняющая цвета на изломе, после созревания загнивающая. Гифы с пряжками. Пластинки свободные, широкие иногда с колларием, образованные билатеральной режой неправильной или смешанной трамой. Споровый порошок белый. Споры широкоовальные или шаровидные. У подавляющего большинства видов – гладкие, с тонкой оболочкой, бесцветные иногда амилоидные. Цистиды отсутствуют. Базидии обычно четырехспоровые. Ножка центральная цилиндрическая или булавовидная сплошная, затем полая с кольцом и вольвой (род *Amanita*) только с кольцом (род *Limacella*), только с вольвой (род *Amanitopsis*) гладкая продольно-волоконистая реже хлопьевидно чешуйчатоопушенная или слизистая.

Мухоморовые грибы в основном симбиотрофы. Плодоносят летом и осенью. Широко распространены, но приурочены главным образом к умеренным зонам обоих полушарий. В семействе много ядовитых, в том числе и смертельно ядовитых грибов (см. рис. 96–97, 107).

Сем. *Pleurotaceae* [12]. Шляпка боковая эксцентрическая редко с центральной ножкой, мясистая, сухая или упругая. Пластинки с цельным или зубчатым краем, белые, охристые редко розовые. Споровый порошок белый, розоватый, сиреневатый. В мякоти у некоторых родов имеется желатинозный слой. Споры цилиндрические, эллипсоидные шаровидные аллантоидные, у двух родов амилоидные. У ряда родов имеются метулоиды. Все виды, кроме одного, растут на древесине, преимущественно сухой¹ (рис. 115–1, 2, 3, 4).

Сем. *Tricholomataceae*. Плодовые тела главным образом гимнокарпные, реже гемиапигмокарпные, очень варьирующие по окраске, консистенции тканей и особенно размерам. Шляпка от 2–25 см в диаметре, коническая, колокольчатая, более или менее выпуклая или плоская воронковидная или широкоовальная, почти всегда правильно-округлая. Пилеипеллис волокнистый чешуйчатый или гладкий, слизистый, липкий или сухой. Мякоть крупноплодных видов хорошо развитая толстая или плотной консистенции, почти всегда светлоокрашенная, редко меняющая окраску на воздухе у мелкоплодных видов тонко- или перепончато-мясистая, нередко почти прозрачная² чаще всего плодовые тела после созревания загнивающие, с неживающей мякотью, но имеются виды с плодовыми телами, которые засыхают во время засухи и способны оживать при увлажнении. Гифы преимущественно с пряжками. Пластинки приросшие, свободные или выемчатые, более или менее нисходящие, почти всегда светлоокрашенные или белые, иногда пятнистые или с иначе окрашенным краем узкие или широкие, частые или редкие, иногда с колларием, образованные смешанной, полуправильной или неправильной очень редко билатеральной трамой. Споровый порошок у большинства видов чисто белый реже с кремовым розовым или желтоватым оттенком. Чаще всего споры овально-эллипсоидальные, гладкие, но у отдельных видов веретеновидные или цилиндрические, шероховатые или бородавчатые; иногда споры амилоидные. Цистиды имеются не у всех видов, но широко варьируют по размерам и форме; чаще всего это хейлоцистиды. Базидии преимущественно четырехспоровые, но могут быть двух- и трехспоровые. Ножка как правило, центральная, реже эксцентрическая или боковая. В основном цилиндрическая, ровная, иногда к основанию равномерно расширенная или суженная, полая или сплошная, реже основание ножки вздутое или корневидно-вытянутое. Стиллителлис гладкий продольно-волоконистый или чешуйчатый. Ножка волосовидная или нитевидная, упругая или очень ломкая, иногда при надломе выделяющая млечный сок; у отдельных случаях с кольцом, тонким, пленчатым или войлочным, рыхлым. Плодоносят с ранней весны до поздней осени: отдельные виды образуют плодовые тела даже после устойчивых заморозков. Сапротрофы, паразиты, симбиотрофы. Трихомовые отличаются широким ареалом распространения, очень многие представители семейства – космополиты (Трихомовые – одно из самых крупных и гетерогенных семейств грибов порядка *Agaricales*. Оно насчитывает около 100 родов и несколько более 600 видов [63]. На территории России выявлено далеко не такое количество видов (рис. 118–119, 120, 121).

Сем. *Crepidotaceae*. Плодовые тела гимнокарпные мягко- и тонкомясистые, загнивающие после созревания, мелких и средних размеров, шляпка сидячая или боковая, раковинно-веерообразная почковидно-изогнутая, уховидная или лопатовидная. Пилеипеллис сухой часто войлочной или бархатисто-опушенной, реже гладкий, слизистый. Мякоть тонкая, седоватая не меняющая окраски на изломе, иногда частично ослизненная студневидная, желатинозная. Гифы с пряжками или без них. Пластинки преимущественно веерообразные, тонкие, образованные правильной или полуправильной трамой сначала беловатые затем буроватые с хейлоцистидами. Споры эллипсоидальные или почти шаровидные, гладкие или шероховатые, мелкобородавчатые, в массе охряно- или красновато-бурые. Ножка чаще отсутствует иногда боковая рудиментарная, сплошная обычно войлочно-волосистая. Крепидитовые – обитатели лесов, сапротрофы на пнях, валеже, мелком отпаде, реже на хвое, стеблях травянистых растений на почве (рис. 122).

¹ Большинство родов семейства Вешенковых в системе Мозера [63] отнесены к порядку *Polyporales* семейства *Polyporaceae*. Среди них обычны виды родов *Phyllotopsis*, *Pleurotus*, *Panus*, *Lentinus*.

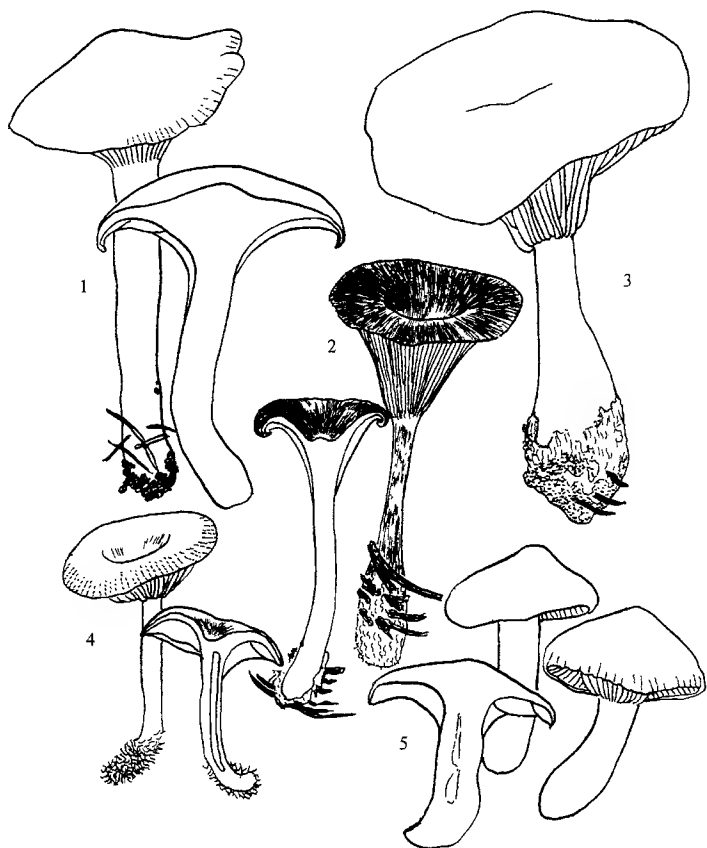


Рис 118. Типы базидиом видов семейства *Tricholomataceae* (ориг.). 1 – *Lepista irina*; 2 – *Clitocybe gibba* (Клитомибе бледная, лисичка, говорушка); 3 – *C. clavipes* (Клитомибе, говорушка булавоовидно-ножковая); 4 – *C. metachroa*; 5 – *C. odora* (Клитомибе говорушка пахучая)

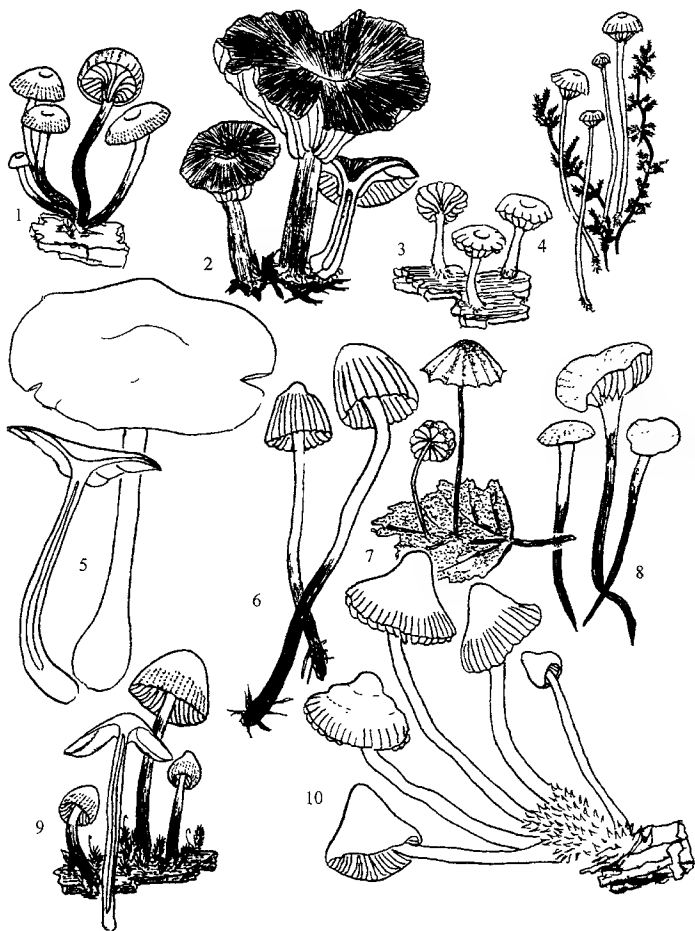


Рис. 119. Типы базидиом видов семейства *Tricholomataceae* (ориг.): 1 – *Xeromphalina campanella* (Ксеромфалина колокольчатая); 2 – *Omphalina chrysophylla* (Омфалина желтопластинковая); 3 – *Oryzetorum* (Омфалина пустошная), 4 – *Rickinella bibula* (Рикинелла шпелек); 5 – *Collybia dryophilla* (Коллибия дуболюбивая); 6 – *Mycena haematopoda* (Мицена кровавоножковая); 7 – *Marasmius siccus* (Марасмиус сухой); 8 – *M. scorodius* (Марасмиус чесночный); 9 – *Mycena viscosa* (Мицена клейкая), 10 – *M. alcalina* (Мицена щелочная)



Рис. 120. Типы базидиом видов семейства *Tricholomataceae* (ориг.): 1 – *Tricholomopsis rutilans* (Трихоломопсис красный); 2 – *Lyophyllum decastes* (Леофиллум скупенный) 3 *Melanoleuca brevipes* (Меланолейка коротконожковая)



Рис. 121. Опенковидные базидиомы семейств *Tricholomataceae* (1, 2) и *Strophariaceae* (3) (ориг.)
1 – *Armillariella mellea* (Опенок осенний); 2 – *Flammulia velutipes* (Опенок зимний); 3 – *Kuehneromyces mutabilis* (Опенок летний)

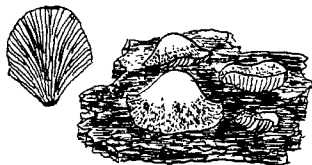


Рис. 122. Базидиомы *Crepidotus mollis* (*Crepidotaceae*) (ориг.)

Сем. *Strophariaceae* Плодовые тела гемиангиокарпные, с быстро исчезающим общим покрывалом у ряда видов – с частным покрывалом средние и тонкомясистые, после созревания загнивающие мелких и средних размеров реже крупные. Шляпка преимущественно полушаровидная, реже коническая колокольчатая с возрастом более или менее распростертая, влажная слизистая или сухая чешуйчатая волокнистая или гладкая, различной окраски от желто-охряной и кирпично-красной до зеленовато-оливковой иногда

с фиолетовым оттенком с возрастом иногда выцветающая Мякоть мягкая преимущественно светлая окраску на изломе не меняет Гифы с пряжками. Пластижки приросшие, иногда с выемкой или зубчиком Трама пластинок правильная Споры желто-, фиолетово- или пурпурно-бурые, под микроскопом часто с оливковым оттенком, гладкие яйцевидно-овальные реже веретеновидные, как правило с порой прорастания. Хеилоцистиды у большинства видов вытянуто-бутылчатые или ланцетовидные реже булавовидно-головчатые, плевростидии имеются лишь у немногих видов Нередки крупные чешковидно-вытянутые желто-бурые хризостидии. Ножка центральная, часто длинная (длиннее диаметра шляпки), цилиндрическая или со вздутым основанием вначале обычно сплошная с возрастом – полая часто упругая или жесткая продольно-волоконистая, реже слизистая с волокнистым или пленчатым кольцом, с его следами в виде волокнистого пояса, нередко чешуичатая. Сапротрофы на подстилке, древесных и навозных остатках гумусе реже паразиты древесных растений Отличаются широким распространением Многие виды – космополиты (рис 121-3 123)

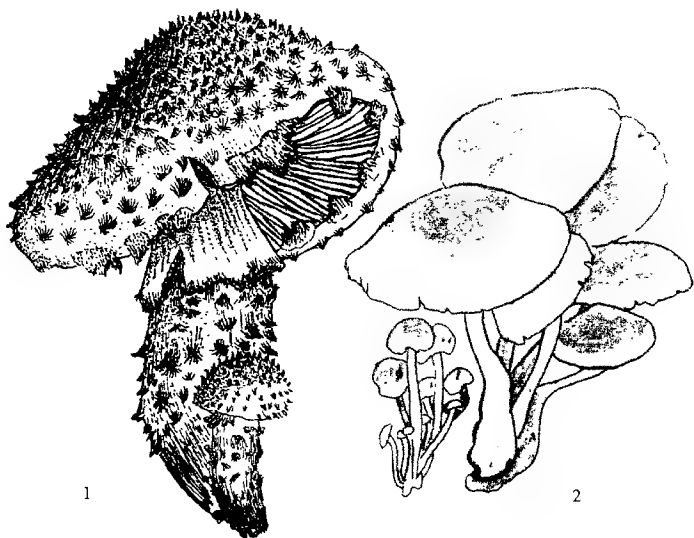


Рис. 123. Типы базидиом семейства *Strophariaceae* (ориг.) 1 *Pholiota squarrosoides* 2 *Hypholoma fasciculare* (ложный опенок)

Сем *Cortinariaceae*. Описание семейства *Cortinariaceae* дано по Нездойминого [37]. Плодовые тела с правильной шляпкой и центральной ножкой, очень редко плевротоидные. Пластижки приросшие, реже прикрепленные к ножке. Гимений, хотя бы на самых начальных стадиях развития плодового тела закрыт велумом (покрывалом), который к моменту созревания спор разрывается и гименний становится открытым Велум паутинистый (кортинарионидный) очень редко пленчатый, у многих видов во взрослых плодовых телах полностью исчезает У некоторых видов имеется вольва, обычно рудиментарная

Споровый порошок различных оттенков буроватый и беловатый. Споры всегда двуклеточные, с толстой двух-, трех или четырехклеточной оболочкой. Иногда четвертый наружный слой (периспорий) прирастает не полностью и вздувается в виде пузырьков. Оболочка спор почти всегда орнаментированная шероховатая или бородавчатая с супраапикулярным диском (*plage*) или без него. Споры, за исключением спор у нескольких видов рода *Galerina*, без поры прорастания, но часто с каллусом. Цистиды имеются. но не у всех представителей семейства различной формы от тонкостенных до толстостенных метулоидных. Трама пластинок регулярная. Покровный слой шляпки в виде кутикса, т.е. образован радиально-параллельным переплетением гиф. Иногда покров шляпки бывает клеточно гименодермным. На почве подстилке среди мхов, реже на древесине, обычно в лесах, реже в тундрах, полярных пустынях, на болотах и лугах. Симбиотрофы и сапротрофы на различных растительных остатках (см. рис 97-1: 124, 125).

Сем. *Bolbitiaceae*. Плодовые тела гимноангиокарпные, с общим покрывалом, которое быстро исчезает иногда и с частным покрывалом, тонкие хрупкие мелкие или средних размеров после созревания – загнивающие. Шляпка ширококолокольчатая или выпукло-распростертая, радиально складчатая или рубчатая, гимнофанная, слизистая влажная или сухая. Пилеипеллис из вытянутых или шаровидных клеток. Мякоть тонкая мягкая, реже хорошо развитая плотная, светлоокрашенная при высыхании бледнеющая. Пластины приросшие или свободные, образованные правильной трамой светлоокрашенные, к зрелости темнеющие от спор, часто с более светлым хлопьевидно-опушенным краем. Споры преимущественно гладкие охристо-, ржаво- или табачно-бурые с порой прорастания хорошо различимой у большинства видов. Хейлоцистиды головчатые или бутыльчатые имеются почти у всех видов. Плевроцистиды встречаются значительно реже. Ножка центральная, цилиндрическая или расширенная у основания, мясистая упругая или тонкая хрупкая нитевидная, с кольцом или без него. Иногда стипитипеллис с каулоцистидами. Встречаются на лугах и полях, на навозе, лесной подстилке, реже на остатках древесины в различных лесах. Плодоносят на протяжении почти всего летне-осеннего сезона (рис. 126).

Сем. *Coprinaceae*. Плодовые тела гимноангиокарпные с общим или частным покрывалом, которое часто рано исчезает или остается в виде легко стирающегося налета волокнистых обрывков на шляпке, реже – кольца (пояска) и вольвы на ножке. Шляпка вначале яйцевидная или полушаровидная коническая, по мере роста плодового тела выпуклая или распростертая, обычно радиально-морщинистая или просвечивающе-полосатая, неокрашенная – серых, бурых тонов, часто гимнофанная гладкая, нередко хлопьевидно- или волокнисто-опушенная чешуйчатая. Мякоть тонкая светлоокрашенная, часто очень ломкая, в зрелости у многих видов быстро расплывающаяся каплями темной жидкости (автолиз). Гифы с перьями, реже без них. Пластины свободные или приросшие, иногда с зубчиком, вначале светлые, затем резко темнеющие от темноокрашенных спор, обычно с хлопьевидно-опушенным краем, нередко после созревания спор расплывающиеся. Трама пластинок правильная. Споры яйцевидно или лимбовидно-овальные, реже почти шаровидные, крапчатые с порой прорастания, темноокрашенные, пурпуробурые, темнотемные до черных, с толстой, иногда прозрачной оболочкой, преимущественно гладкие, изредка бородавчатые или шероховатые. Хейлоцистиды у большинства видов имеются; они обычно бутыльковидные тонкостенные, в отдельных случаях толстостенные (типа метулоидов), булавовидно-головчатые, веретеновидные. Плевроцистиды встречаются значительно реже, так же как пилео- и каулоцистиды. Ножка обычно цилиндрическая, полая (особенно к зрелости), нередко у пластинок со светлым мучнистым налетом, чаще гладкая светлоокрашенная, иногда с кольцом или пояском, которые располагаются не только в верхней части, но и ближе к основанию, часто волокнисто-опушенному, иногда расширенному или корневидно-вытянутому. Сапротрофы на экскрементах, гумусе растительных остатках, полуразложившейся и сильно разложившейся древесине в лесах, лугах, полях, парках, садах. Плодоносят с весны и до осени (рис. 126-1, 3, 5, 6; 108-6).

Сем. *Agaricaceae*. Описание семейства Агариковых грибов дано по Вассер [15, 16]. Карпофоры с правильной шляпкой и центральной ножкой. Шляпка толсто- или тонкомясистая, яйцевидная, колокольчатая, полуокруглая, позже выпукло-распростертая в центре с бугорком или без него, иногда выгнутая; поверхность голая, шелковисто-волокнистая, чешуйчатая (чешуйки часто образуются от разрыва кожицы), ячеистая, отрубистая, зернистая, мучнистая, от сфероцист. Эпикуткула сформирована



Рис. 124. Типы базидиом грибов семейства Cortinariaceae (ориг.) 1 – *Cortinarius bivelus* (Паутинник двухкольцовый); 2, 3, 4 *Galerina* sp, 5 *Cortinarius mucosus* (Паутинник слизистый); 6 – *C. multiformis* (Паутинник многообразный); 7 *C. armillatus* (Паутинник браслетчатый)

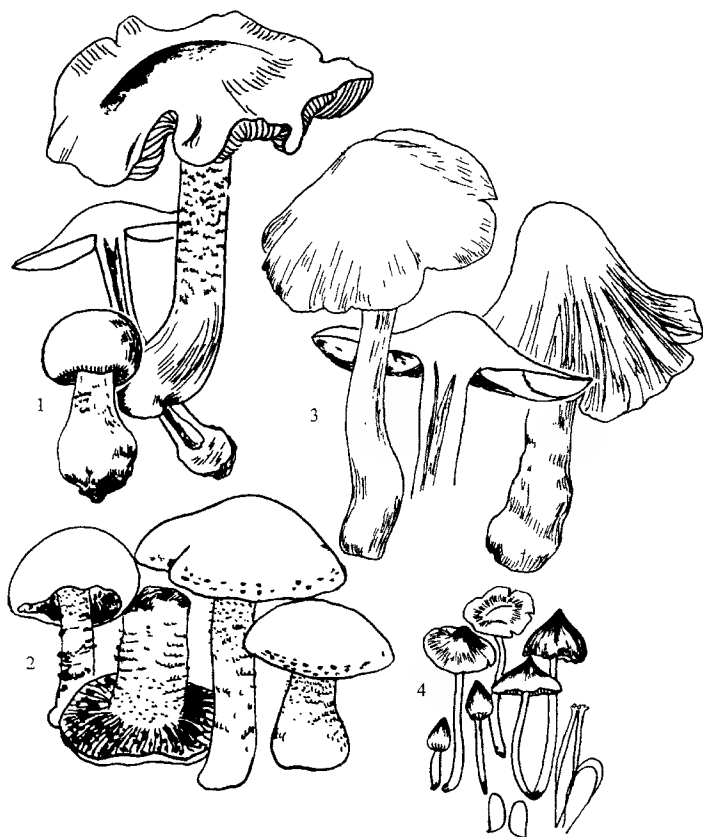


Рис. 125. Типы базидиом видов родов *Hebeloma* и *Inocybe* (Cortinariaceae) [62] 1 *Hebeloma sinapizans* – Гебелома горчичная 2 – *H. crustuliniformis* Гебелома, ложный валуй; 3 – *Inocybe patouillardii*; 4 *I. geophylla* (уменьш.)

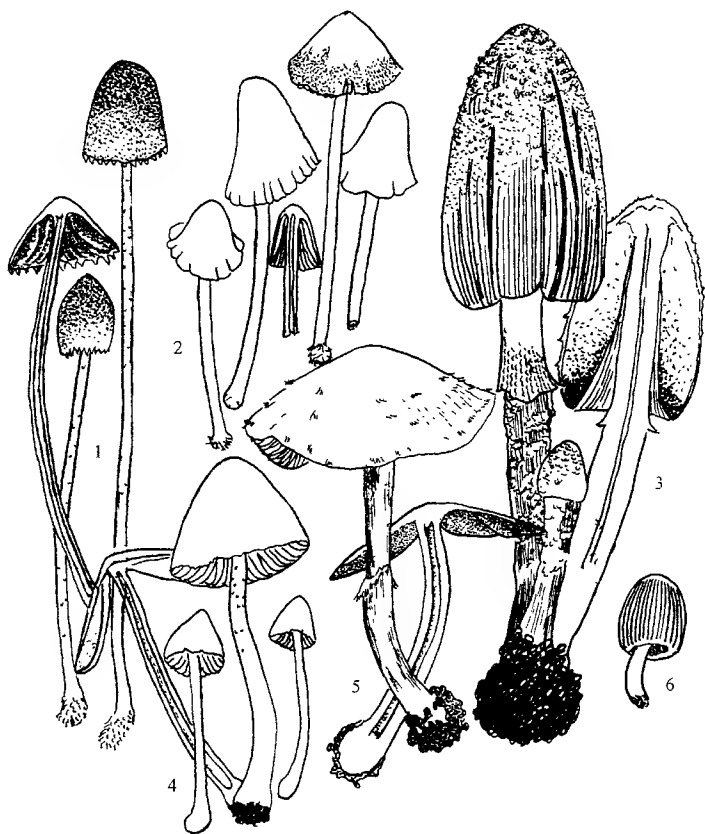


Рис. 126. Типы базилиом видов семейства *Coprinaceae* (1, 3 5 6) и семейства *Bolbitaceae* (2, 4) (ориг.)
 1 – *Panaeolus sphinctrinus* (Панеол, Пестрец загадочный); 2 – *Conocybe lactea* (Копачок молочно-белый);
 3 – *Coprinus atramentarius* (Навозник чернильно-серый); 4 – *Conocybe rickenii* (Колпачок Риккена),
 5 *Psathyrella candolleana* (Хрулянка Кондолля); 6 *Coprinus angulatus* (Навозник корончатоспоровый)

палисадной гимениальной, ложнопаренхимной тканью нитчатыми гифами со сфероцистами. Пластинки свободные, приросшие, прикрепленные, тонкие, частые. Цвет пластинок зависит от окраски спор, которая изменяется с возрастом гриба. Зачастую кроме пластинок имеются пластиночки иногда двух – трех типов. Трама пластинок правильная или неправильная, амлоидная. Споровый порошок белый, кремовый, охристый, зеленовато-оливковый, пурпурно- или темно-коричневый, черно-бурый, иногда цвет спорового порошка меняется при дегидратации. Споры под микроскопом гиалиновые, соломенно-желтые, медово-желтые, коричневатые, амилоидные, лишь в супраапикалярной зоне, неамилоидные, декстриноидные, цианофильные, с метахроматичным или нематахроматичным эндоспориумом, очень переменны по форме, с латеральным апиклюсом, часто с супраапикалярной депрессией, с порой прорастания или без нее, гладкие, шероховатые, бородавчатые с двумя реже одним ядром. Базидии булавовидные, четырехспоровые у небольшого числа видов, двухспоровые. Цистиды разных типов имеются или отсутствуют. Ножка центральная, цилиндрическая, веретеновидная, часто в основании с клубневидным образованием, выполненная или фистулезная, с одним, двумя кольцами или без них, полая, шелковистая, волокнистая, над кольцом голая, под ним – часто с хлопьевидно-чешуйчатым налетом. У большинства видов имеется частное покрывало, остающееся в виде кольца на ножке. Для некоторых видов характерно также общее покрывало. Вольва у большинства видов отсутствует у некоторых имеется чашевидная, большей частью рудиментарная. Мякоть плотная или рыхлая, ее цвет у большинства видов при автоокислении изменяется, с запахом или без него. Тип развития карпофоров ангиостигито-пилео, гимно-изо, пилеостигитокарпный. В лесах, на лесных опушках, полянах, на лугах, полях, в степях, пустынях, полупустынях, теплицах, оранжереях, на перегнойных почвах, подстилке, навозе, реже на трухлявой древесине (рис. 100-7; 108-2, 4; 114-5; 127).

Порядок Russulales. Сыроежковые грибы выделяются из всех мягкомышастых агарикоидных грибов тем, что в мякоти плодовых тел, наряду с обычными продолговатыми клетками, имеются *гнезда из округлых клеток – сфероцист* а также *толстые крупные гифы, содержащие млечный сок*. Кроме того, споры имеют *орнаментированные амилоидные экзоспории* и своеобразные типы развития плодовых тел – большая часть бореальных видов характеризуется гимнокарпным типом, а тропические виды – несколькими вариантами ангиокарпного. По этим признакам сыроежковые грибы более других семейств агарикоидных грибов (*Adaricales s.l.*) близки к агарикоидным гастеромисетам. Последние очень редки и в большинстве руководств по определению грибов наших отечественных авторов не приводятся. Ниже приводим описание порядка и семейства сыроежковых грибов, данное Е.М. Булах и др. [6] с некоторыми сокращениями.

Плодовые тела со шляпкой и центральной ножкой. Шляпка выпуклая, ровная, вогнутая, воронковидно-вдавленная. Край тупой, острый, округлый, прямой, подогнутый, гладкий, ребристый, бороздчатый, опушенный, лохматый, бахромчатый. Поверхность сухая, слизистая, голая, бархатистая, чешуйчатая, волокнистая, белая, желтая, красная, бурая, зеленая, голубая или смешанных тонов. Пластинки приросшие, низбегающие, тонкие или толстые, частые или редкие, с пластиночками, либо без них, вильчатые или с анастомозами от белых до ярко-желтых. Ножка цилиндрическая, булавовидная, суженная книзу, сплошная или с полостями, трубчатая, сухая или слизистая, белая или цвета шляпки. Покрывало имеется, общее или частное. Мякоть плотная или рыхлая, хрупкая, гетеромерная (с группами овальных или шаровидных клеток – сфероцист, окруженных гифами), с редкими или частыми млечными сосудами, на вкус пресная, сладковатая, острая, жгучая или горькая, запах различный. Споровый порошок от белого до охристых и желтых тонов. Споры амилоидные, с различной орнаментацией. Базидии двух-четырехспоровые, булавовидные. Цистиды ланцетовидные, часто с придатком или без него. Кутикула шляпки сухая или желатинозная, составленная следующими элементами в различных сочетаниях: гифами, клетками, дерматоцистидами и примордиальными гифами.

Все виды образуют эктотрофную микоризу с древесными породами и кустарниками.

Семейство содержит два рода многочисленных и распространенных видов – род сыроежки и род грузди (рис. 100-4, 5; 110; 128).

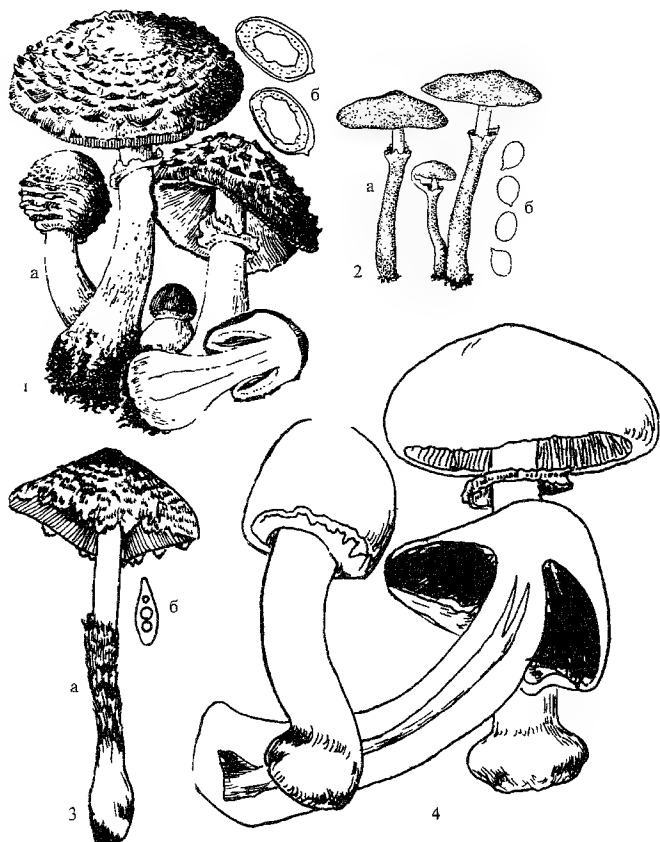


Рис. 127. Типы базидиом видов семейства Agaricaceae [15 – 1, 2, 3]. *Macrolepiota rhacodes* – Гриб зонтик краснеющий; 2 *Cystoderma carcharias* – Цистодерма пахучая; 3 *Lepiota clypeolaria* – Лепиота шишковидная; 4 *Agaricus arvensis*; а – базидиомы; б – споры

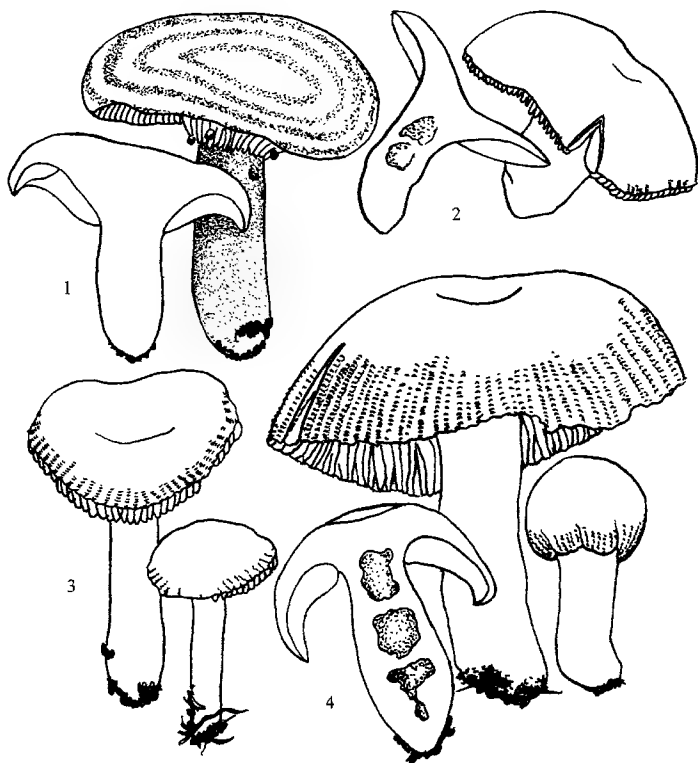


Рис. 128. Типы базидиом грибов порядка Russulales (ориг.): 1 - *Lactarius flexuosus* (Млечник извилистый серушка); 2 - *Russula vesca* (Сыроежка съедобная); 3 - *R. fragilis* (Сыроежка хрупкая); 4 - *R. foetens* (Сыроежка вонючая валуй)

Ниже приводится родовой ключ сыроежковых грибов (табл. 23)

Таблица 23

Ключ для определения родов сыроежковых грибов [6]

Г Млечный сок имеется, обильный (вытекает на разрезе каплями). Шляпка вогнутая или воронковидная с подвернутым, опушенным или прямым краем. Мякоть плотная. Пластинки гибкие. Трама пластинок близ края без сфероцист.....	род <i>Lactarius</i> - Груздь, Млечник
Млечного сока нет. Шляпка ровная, слегка вдавленная, с прямым краем. Мякоть и пластинки очень ломкие. Трама пластинок близ края со сфероцистами.....	род <i>Russula</i> - Сыроежка

7.6. Группа порядков Гастеромицеты

Гастеромицеты – самая интересная группа базидиальных макромицетов. Предполагают что она является “праматерью” большинства существующих групп агарикоидных и афиллофоровых грибов. Об этом свидетельствует сходство строения многих морфологических структур базидиом гастеромицетных грибов, наиболее продвинутых в эволюционном плане. Со многими группами агарикоидных грибов это сходство прослеживается в процессе онтогенеза последних.

Гастеромицеты имеют хорошо развитый мицелий многоклеточный, обильно разветвленный погруженный в субстрат. Гифы мицелия имеют, зачастую желатинозные стенки, кроме того, образуют видимые невооруженным глазом мицелиальные тяжи, шнуры, с помощью которых гастеромицеты оккупируют субстрат – богатую гумусом почву, трухлявую древесину мелких и крупных валежников. На грибочке формируются базидиомы причем расположение их как и других групп базидиомицетов обитающих на обширных по площади субстратах, идет с образованием “ведьминых кругов”. Такие скопления характерны для гумусных сапротрофов и микоризных симбиотрофов.

7.6.1. Макро- и микроструктуры базидиом

Форма и тип развития базидиом. В жизненном цикле различных групп гастеромицетов субстрат играет значительную роль [60]. Местонахождение и развитие базидиом многих видов связано с почвой. Среди них выделяют виды подземные или гипогейные (*hipogei*), полуподземные и наземные (*epiger*). Форма базидиом зависит от места обитания. Для гипогейных видов характерной формой являются шаровидные, клубневидные желвакообразные. Такая форма сохраняется до полного созревания спор внутри базидиом, а затем покровные структуры разрушаются, и споры оказываются свободными. Многие гипогейные гастеромицеты поедаются животными а их споры, пройдя через желудочно-кишечный тракт, сохраняют свою жизнеспособность. Эпигейные виды, среда обитания которых поверхностные слои почвы либо другого субстрата, характеризуются большим разнообразием форм базидиом. Они могут быть шаровидными, цилиндрическими конусообразно-расширенными, бокальчатыми кубковидными отлодшевидными, а также быть шляпковидными с хорошо развитой ножкой. В последнем случае покровные структуры базидиом ко времени созревания спор разрушаются обнажая плодущую головку или шляпку на ножке, и становятся похожими на агарикоидные грибы до тех пор, пока их гименофор не превратится в порошок. Последнее характерно только для базидиом гастеромицетов.

Тип развития базидиом ангиокарпный и гемангиокарпный. Ангиокарпный характерен исключительно для гастеромицетов. При этом развитие спор до их полного созревания происходит под прикрытием покровных структур однослойного или многослойного *перидия*, наподобие общего покрывала мухоморовых грибов. После созревания спор перидий полностью или частично разрушается освобождая споры. Такое развитие базидиом характерно почти для всех групп гипогейных гастеромицетов.

Гемангиокарпный тип развития базидиом более характерен для эпигейных гастеромицетов. Общий перидий остается закрытым до начала созревания спор, а затем разрушается, обнажая плодущую часть базидиомы, называемую *глебой*, и развитие спор завершается открыто.

Несмотря на разнообразие форм базидиом в всех систематических группах гастеромицетов выделяются два основных элемента строения – это перидий и глеба. Все другие элементы встречаются или не встречаются и характеризуют более узкие систематические группы гастеромицетов.

Перидий. Общим признаком в строении базидиом гастероидных грибов является перидий. Это общий покров закрытых плодовых тел состоящий из одного, трех, а иногда и большего числа слоев. Строение перидия – важный диагностический признак при определении гастеромицетов. Наружный слой перидия, или *экзоперидий*, может быть однослойным или состоять из нескольких слоев. У земляных звезд (*Geastrum*) он трехслойный (рис. 129). Экзоперидий скорее других слоев разрушается, растрескивается или падает кусочками. Он может быть тонким и гладким, пушистым и мягким, покрыт шипами бородавками, чешуйками. Средний слой перидия или *мезоперидий*, имеющийся у некоторых гастеромицетов – псевдопарехимный а у веселковых грибов (*Phallales*) студенистый. Внутренний, прилегающий к глебе слой перидия, или *эндоперидий*, может быть сросшимся с трамой или быть свободным. У первых у эндоперидия отходят пластинки трамы, у вторых трама прикреплена к центральной части глебы или свободна. Открывается эндоперидий правильным отверстием на вершине или неправильным разрывом, или многими отверстиями (*меристомы*) или разрушается и падает оставляя глебу голой. В связи с этим в перидии выделяются отдельные элементы строения. Так образование, окружающее отверстие, которым открывается эндоперидий у земляных звезд, называется *перистом*. Слегка вдавленный участок привлекающий к перистому и лежащий несколько ниже его и

резко ограниченный от остальной части эндоперидия называется *дворик*. Суженная верхняя часть перидия у еще закрытых плодовых тел – *носик*. Базидиомы земляных звезд иногда оказываются полностью изолированными от мицелия, так как лопасти лопнувшего экзоперидия, заворачиваясь вниз к земле, отрывают базидиому от субстрата, приподнимая ее над ним (рис. 130–6,7).

Глеба. Глеба – плодущая часть базидиомы гастеромицетов в которой развиваются базидии и созревают споры.

Строение глебы – важнейший диагностический признак для выделения порядков и групп порядков гастеромицетов. Оно определяется на разрезе базидиомы. Глеба всегда находится внутри плодового тела гастеромицетов непосредственно под перидием. Она состоит из стерильных и генеративных гиф на которых образуются базидии.

Глеба представляет собой сплошную массу или ряд закрытых либо сообщающихся между собой камер. Стенки камер состоят из параллельных или переплетающихся гиф и образуют траму камер. Стенки камер гастеромицетов принято условно называть *пластинками* подобно пластинчатому гименофору агарикоидных грибов. На стенках камер или на пластинках глебы формируется гименальный слой. Форма камер, наличие и степень развития гименального слоя определяют *тип развития глебы* (рис 131). Чаще всего выделяют пять типов глебы [49].

Равномерный тип развития глебы – базидии располагаются равномерно по всей глебе, гнездами или одиночно. Гименальный слой не выражен (семейство *Tulostomataceae* – *Tulostoma*, *Battarea*).

Лакунарный тип развития глебы – в глебе образуются ряд закрытых, замкнутых камер (лакун) в которых развиваются базидии расположенные неправильно пучками, не образующими сплошного гименального слоя (*Melanogastraceae* и *Sclerodermataceae*).

Кораллоидный тип развития глебы – характеризуется развитием сообщающихся камер от периферии к центру при этом центральная часть остается стерильной, образуя *колумеллу* (стебелек). Камеры глебы вытянуты радиально а пластинки разветвлены. Базидии образуют на стенках камер гимений (*Lycoperdaceae*, *Gaeastraceae*).

Многошляпковый тип развития глебы – при этом образуется несколько шляпковидных сплетений гиф на которых возникают кораллоидно разветвленные пластинки трамы, растущие сверху вниз и образующие камеры глебы с правильным гимением (некоторые роды семейств *Hysterangiaceae* и *Lathraceae*).

Одношляпковый тип развития глебы – характеризуется тем, что первая камера глебы образуется под вершиной перидия. Развивающиеся при этом пластинки ветвятся, их разветвления анастомозируют образуя камеры. До созревания пластинки глебы напоминают гименофор агариковых грибов, а к моменту созревания – глебу представителей семейства *Hymenogastraceae*. Одношляпковый тип развития глебы свойствен базидиомам семейств агарикоидных гастеромицетов.

Гимений. Пластинки глебы, отделяющие одну камеру от другой состоят из собственно трамы субгимения и гименального слоя. Собственно трама находится в середине пластинки. По обеим сторонам ее расположен субгимений, состоящий обычно из коротких клеток. Иногда он отсутствует и базидии образуются непосредственно из гиф трамы. Слой базидий, выстилающий внутреннюю поверхность камер глебы носит название гимения или гименального слоя. У низших форм гастеромицетов базидии размещаются на стенках камер без определенного порядка (*Melanogaster*). У более высокоразвитых форм базидии размещаются пучками или равномерно распределяются по всей

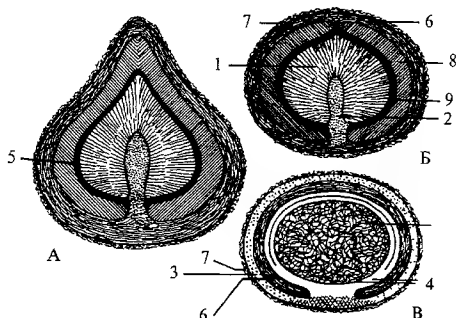


Рис 129 Строение молодых базидиом Земляных звезд (*Gaeastrum*) порядка *Lycoperdales* [62]: А *Gaeastrum triplex* – Земляная звезда тройная, Б – *Gaeastrum fornicatum* – Земляная звезда сводчатая В – *Astraeus hygrometricus* (без колумеллы) – Астреус гигрометрический 1 – глеба 2 – колумелла 3 – экзоперидий 4 5 – эндоперидий; 6 – волокнистый слой экзоперидия 7 – мицелиальный слой экзоперидия; 8 – псевдопаренхимный слой экзоперидия; 9 – слои эндоперидия

камере, не образуя, однако правильного гимениального слоя (*Leucogaster*, *Tulostoma*, *Schizostoma*, *Battarea*, *Queletia*). Наконец, у высокоорганизованных гастеромисцетов гимениальный слой паллисадный, правильный, покрывающий всю поверхность стенок камер. У большинства представителей он состоит только из базидий, но имеются виды с гимением из базидий и цистид. Последние представляют собой клетки различной формы, больших размеров, чем базидии. Кроме того, трама пластинок некоторых групп содержит млечные гифы, а орнаментированный экзоспорий амилоидный и окрашивается препаратами йода в синий цвет. Такие гастеромисцеты, имеющие совершенный гимений, развитую траму, млечные гифы, сложное строение оболочки базидиоспор, составляют группу агарикоидных гастеромисцетов. Агариковые, болетовые и сыроежковые грибы имеют среди них филогенетически близкие виды [60 20 31 49 53].

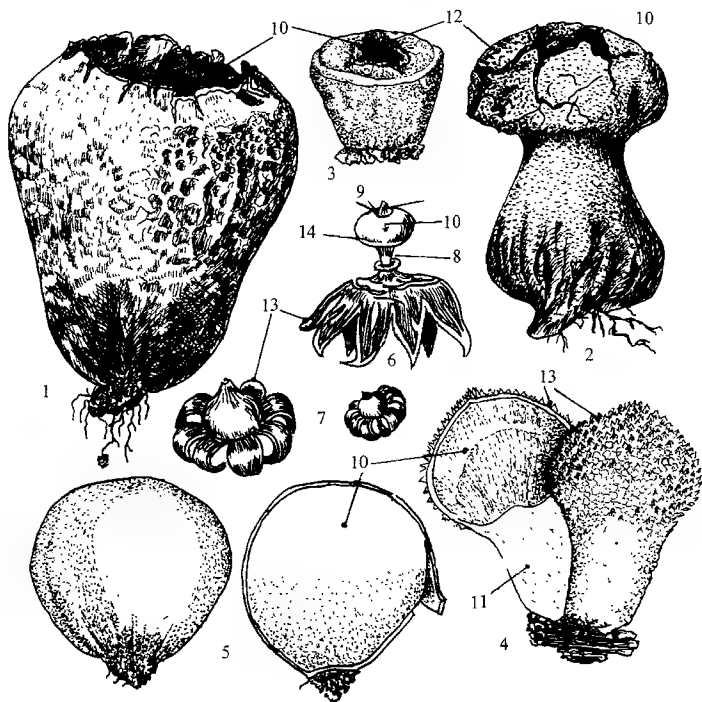


Рис 130. Типы базидиом грибов порядка *Lycoperdales* [20, 49]. 1 2 - *Calvatia* - Кальватия, головач; 3 - *Vascellum* - Васцеллум урnochка; 4 - *Lycoperdon* - Дождевик; 5 - *Langermannia* - Лангерманния ватовик (1/5 н.в.); 6 7 - *Geastrum* - Звездчатка, земная звезда, 8 - апофиза; 9 - дворяк. диск; 10 - глеба; 11 - ложная ножка; 12 - перидий; 13 - экзоперидий; 14 - эндоперидий

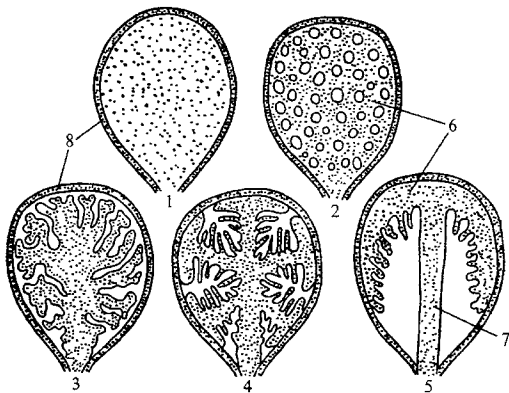


Рис. 131. Типы развития глебы [49]. 1 – равномерный, 2 – лакунарный 3 – коралловидный 4 – много шляпковый; 5 – одношляпковый; 6 – глеба; 7 – колумелла; 8 – перидий

Однако распространение спор у большинства видов этой группы грибов пассивное через разрушение в порошок всех структурных элементов глебы. Это явление характерно исключительно для гастеромицетов.

Форма базидий в большинстве случаев короткобулавовидная, однако встречаются базидии яйцевидные, удлинненно булавовидные и обратнотягивовидные. У большинства гастеромицетов споры развиваются на вершине базидии, но у некоторых (*Tulostoma*) образуются на разной высоте на сторонах базидии (рис. 132). Чаще на базидии развиваются по 4 споры, но встречаются двуспоровые и четырех-восьмиспоровые (*Dictyophora*), а у *Calastoma* и *Rizopogon* – 8-14-споровые. Сидячие споры характерны для низших гастеромицетов (*Melanogaster*). У большинства споры образуются на стеригмах, часто коротких, но у некоторых видов рода *Lycoperdon* стеригмы достигают до 32 мк, т.е. очень длинные, во много раз превосходящие диаметр споры. Иногда стеригмы остаются долго прикрепленными к спорам.

Размеры спор различны, так же, как и их форма. Всегда одноклеточные, в основном шарообразные, реже удлинненные, гладкие, шиповатые, бородавчатые, с амилоидной орнаментацией экзоспория или нет, с длинным придатком (стеригмой) или без него. В большинстве случаев окрашенные, реже почти бесцветные. Размеры спор, их поверхность и цвет являются постоянными признаками, так же как и для других групп грибов.

Другие структуры базидиомицетов. Все перечисленные выше элементы строения характерны, в основном, для эдигастеромицетов. Для экзогастеромицетов, у которых глеба до созревания спор выносятся наружу из перидия и созревание спор происходит открыто в организации плодовых тел, есть дополнительные весьма конструктивные элементы строения.

Во-первых, перидий, который в начале развития плодового тела покрывает все тело, ко времени созревания спор разрывается и остается в основании в виде *вольвы*, а глеба и сопровождающие ее структуры выносятся вверх над вольвой, на ножке. Вольва, как элемент строения базидиомы, встречается у некоторых групп агарикоидных грибов. Наличие вольвы – один из критериев для установления филогенетических связей разных групп грибов.

Во-вторых, в базидиомах низкоорганизованных гастеромицетов присутствует *ложная ножка*, расположенная в суженной нижней части плодового тела, и по своему строению является стерильным продолжением глебы. Такая ножка характерна для дождевиковых грибов (*Lycoperdales*).

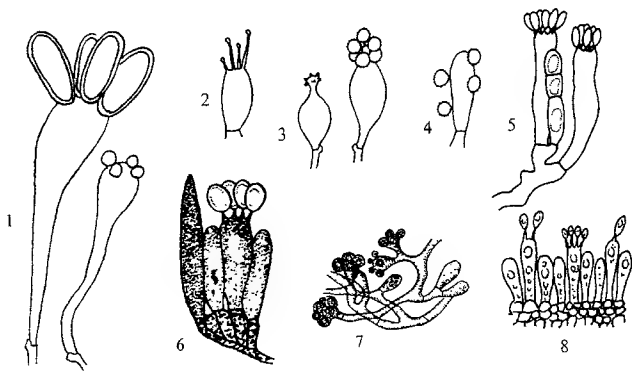


Рис. 132. Строение базидии гастеромицетов (1 > [60]; 6 [53], 7, 8 [20]): 1 – *Cyathus striatus* 2 – *Lycoperdon perlatum*; 3 – *Geastrum triplex*; 4 – *Tulostoma brumale*, 5 – *Mutinus caninus*; 6 – *Nidularia pulvinata*; 7 – *Pisolithus arhizus*; 8 – *Torrendia pulchella*

В третьих, у высокоорганизованных гастеромицетов ножка приподнимающая глебу над субстратом образована стерильными тканями или колумеллой. В этом случае ножка будет продолжением колумеллы и находится ниже ее, соединяя последнюю с вольвой. Колумелла – стерильное, иногда сильно разветвленное образование в середине плодового тела, идущее снизу вверх и иногда достигающее перидия. У веселковых грибов (*Pallales*) вместо колумеллы и ножки их функцию выполняет *рецептакул* – часть плодового тела, состоящая из псевдопаренхимных клеток и быстро разрастающаяся после разрыва перидия. Камеры глебы, находящиеся на рецептакуле разрываются и растягиваются, а сам рецептакул принимает форму решетки, пальцеобразных выростов ячеистой яича яченстой шапочки. Гимениальный слой глебы располагается снаружи или внутри рецептакула.

Спороносная часть (глеба), одетая перидием, расположенная на ножке плодового тела и имеющая округлую форму носит название *головки*, а имеющая другую форму – *шляпки*.

7.6.2 Эволюция морфологических структур и систематические группы

Современные представления о системе грибов группы порядков Гастеромицеты, так же, как и система базидиомицетов, до конца не разработана. Как и для других групп, для гастеромицетных грибов недостает сведений по онтогенезу, биохимии, кариологии, культурально-морфологическим, экологическим и анатомическим исследованиям. Мало работ по жизненным формам, видовому составу отдельных регионов, экологии и др. Относительно географического распространения следует отметить, что видовой состав бореальных видов значительно беднее тропического. Поэтому далеко не все виды и группы видов встречаются среди наших гастеромицетов. Некоторые микологи насчитывают всего около 2000 видов гастероидных грибов. Окончательная ревизия этого количества мировой сводки гастероидных грибов еще не завершена. На территории России и сопредельных с ней стран бывшего Союза выявлено около 200 видов [53].

Положение гастероидных грибов в системе базидиомицетов остается до сих пор спорным. Существуют разные направления в классификации гастеромицетов. Одни авторы, вплоть до 1940 г., признавали только порядок *Gasteromycetales*, другие (до 1968 г.) считали, что все гастеромицеты могут быть объединены в ранге подкласса *Gasteromycetidae*, третьи выделяли их в объеме класса *Gasteromycetes* с подразделением на два подкласса – *Exogasteromycetes* и *Endogasteromycetes*. Точки зрения выделения гастеромицетов в ранге класса придерживается Юлих [60]. Все гастеромицеты он делит на три большие группы. Две из них выделены с учетом экологии и типа развития базидиомицетов (гипогейные) и наземные (эпигейные). Третья группа выделена по анатомо-морфологическим признакам и включает в себя собственно агарикоидные гастеромицеты трех порядков: *Agaricales*

Boletales, Russulales Таким образом были узаконены близкие филогенетические связи гастероидных и агарикоидных грибов (см. табл. 4). Многие из сказанного соответствует взглядам М.Я.Зеровой и др. [20] включавшим ряд видов секотиоидных грибов в состав некоторых семейств порядка *Agaricales*

Общезвестно, что основная линия эволюционного развития грибных организмов – увеличение репродуктивной мощности и совершенствование путей распространения спор. Рассмотрим, как это положение реализуют гастеромицеты и какие пути совершенствования можно выделить в формировании отдельных морфологических структур базидиом этой группы.

Глеба – плодущая часть базидиомы. Основная линия развития – увеличение репродуктивной мощности глебы у разных групп – реализовалась по-разному но единым было стремление к формированию гимениального слоя. Это нашло отражение в типе развития глебы от равномерного такунарного затем коралловидного, многошляпкового и наконец, одношляпкового. Одновременно с этим эволюционирует trama глебы от плектотиметного типа к регулярному, образуя в глебе камеры или локулы, стенки которых явились прообразом пластинчатого или трубчатого гименофора. У низкоорганизованных групп гастеромицетов в локулах формируется прогимений или примитивный гимений. Базидии на таком гимениальном слое расположены пучками неровным прерывистым слоем. Настоящий гимениальный слой образуется на субгимении так же как и у агарикоидных и у афиллофоровых грибов. Субгимений, в свою очередь формируется на специально для этого организованной траме пластинок. У гастеромицетов можно выделить несколько типов или линий развития трамы.

Первая линия связана с развитием желатинозной трамы пластинок, что зачастую сочетается с развитием желатинозных слоев перидия (*Melanogastrales, Hymenogastrales, Hysterangiales*). Мякоть наиболее примитивных видов с желатинозной трамой освобождая зрелые споры, может расплываться. Основное направление эволюции этой группы – формирование настоящего гимениального слоя и замены желатинозной трамы хрящевой студенистой, хрящевидной и наконец мясистой глебы с колумеллою доходящей до вершины перидия и разветвляющейся в глебе свои гифы.

Появлению колумеллы предшествовало развитие стерильного основания. Одновременно с этим формируется гимениальный слой состоящий из базидий и цистид, а в траме пластинок и колумелле появляются специализированные проводящие млечные гифы. Наличие пластинок, настоящего гимениального слоя на них, колумеллы свидетельствует о высоком уровне развития базидиом этих групп. Как известно, у гастеромицетов нижняя часть колумеллы, вытягиваясь и разрастаясь образует ножку которая увеличиваясь в размерах, выталкивает глебу из перидия, благодаря чему формируются плодовые тела агарикоидного типа. В порядке *Hysterangiales* таким видом является *Chamonixia caespitosa* – Шамониксия дернистая. В новых системах грибов она сразу относится к двум группам грибов – агарикоидным гастеромицетам и болетовым грибам [63–60]. Кроме того в нижних слоях перидия формируются мяскомясистые ткани образующие единое целое с трамой пластинок (порядок *Hysterangiales*). Здесь просматривается первая попытка образования настоящих покровных тканей и мякоти шляпки над гимениальным слоем. Обычно таких видов, являющихся общими для гастеромицетов и агарикоидных грибов, очень мало. И можно с сожалением констатировать, что известные к настоящему времени филогенетические линии между гастеромицетами и агарикоидными грибами весьма прерывисты. Общие виды малочисленны а многие еще не найдены или навсегда потеряны природой и человеком.

Вторая линия – развитие в траме системы разрыхляющих споровую массу механических гиф капиллиция. У гастеромицетов известно несколько типов образования и расположения капиллиция.

Капиллиций образуется в траме глебы в виде простых неразветвленных нитей гиф с перегородками или без них. Кроме того капиллиций может быть древовидно-разветвленным без выделения главного ствола либо с выделением такового (рис. 133). Такой капиллиций характерен для видов *Lycoperdales* и *Podoxales* (*Podaxis*).

Трама глебы связана с перидием посредством капиллиция (порядок *Sclerodermatales* – *Glischroderma, Astraeus*; порядок *Lycoperdales* – *Disciseda, Geastrum*; порядок *Tulostomatales* – *Tulostoma*).

Капиллиций образуется внутри трамы пластинок и колумелле объединяя их между собой (порядок *Lycoperdales* – *Geastrum*).

Гифы капиллиция прикреплены к вершине ножки в основании глебы и внутренней стенке эндоперидия (порядок *Tulostomatales* – *Chlamydopus*).

И последний тип – наряду с капиллицием трама глебы содержит *элатеры* – гифы со спиральными утолщениями стенок (порядок *Tulostomatales* – *Battarea*).

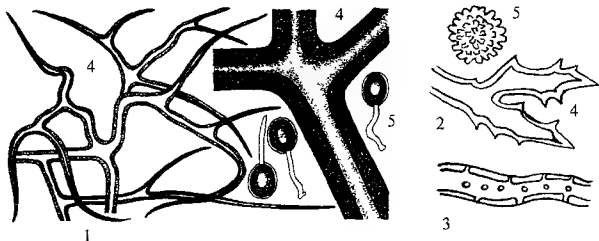


Рис. 133 Строение капиллиция порядка *Lycoperdales* [53, 59]: 1 – *Bovista nigrescens* 2 – *Mycenastrum corium* 3 – *Lycoperdon pyriforme* 4 – капиллиций (1200х); 5 – споры

Виды в глебе которых получила развитие система капиллиция, эволюционировали в сторону увеличения объема глебы, например как у Дождевика гигантского – *Langermannia gigantea*. Развитие колумеллы не пошло дальше того, чтобы приподнять глебу с эндоперидием внутри экзоперидия (Земляные звезды). Линия развития глебы с капиллицием оказалась тупиковой, отстоящей в стороне от генеральной линии – формирования настоящего гимениального слоя.

Третья линия развития глебы связана с дроблением одной крупной глебы на части внутри общего экзоперидия на перидиолы (маленькие аналоги глебы). Путь формирования перидиол опробовали виды семейства *Pisolithaceae* порядка *Sclerodermatales*. Однако они остановились на полпути, сформировав псевдоперидиолы с псевдокапиллицием. Ко времени созревания спор глеба делится на шаровидные или угловатые перидиолы, в которых, кроме спор, имеются гиалиновые септированные гифы псевдокапиллиция. После разрушения экзоперидия псевдоперидиолы также рассыпаются в порошок. Настоящие перидиолы встречаются только у видов одного порядка – *Nidulariales* – гнездовковые. После созревания спор общий экзоперидий базидиом разрывается и перидиолы, сформированные к тому времени вместо глебы пассивно или активно, с помощью системы фуникулуса (семейство *Nidulariaceae*) или растяжением растрескавшихся лопастей экзоперидия (семейство *Sphaerobolaceae*) освобождаются из чаши экзоперидия. Позднее покров перидиол разрушается и споры освобождаются. Это единственная группа гастеромицетов, в которой выработаны морфологические структуры, способствующие активному распространению в частности перидиол. На эволюционной лестнице среди гастеромицетов Гнездовковые грибы стоят довольно высоко, потому что базидии в перидиолах расположены гимениальным слоем. Гнездовковые грибы немногочисленны по видовому составу. Линия развития глебы с перидиолами не получила своего дальнейшего развития и оказалась тупиковой.

Четвертая линия также тупиковая и связана с формированием псевдопаренхимной колумеллы называемой рецептакулом, и желатинозной глебы на вершине разветвленного решетчатого или лопастного рецептакула. При созревании спор стенки камер глебы становятся студенистыми а глеба слизистой. Гимениальный слой вместе со спорами стекает с рецептакула (порядок *Phallales*).

Пятая линия развития глебы связана с формированием трамы пластинок, субгимения и гимениального слоя из базидий и стерильных клеток – цистид. Кроме того, в траме пластинок некоторых видов встречаются млечные гифы. Тип развития базидиом таких видов одношляпковый. Из сопутствующих структур особое развитие получила колумелла как исходная структура для формирования настоящей ножки. Такие виды составили группу агарикоидных гастеромицетов – живых предков агарикоидных грибов. Филогенетические связи агарикоидных грибов и агарикоидных гастеромицетов прослеживаются в сходстве строения спор трамы пластинок гомеомерной или гетеромерной типа развития плодовых тел в онтогенезе и т.д.

Ножка. Из сопутствующих глебе структур наибольшее значение имеет ножка. В ее формировании можно выделить несколько линий: формирование ножки (ложной) из мицелиальных тяжей (*Sclerodermatales*), затем из стерильной части глебы (*Lycoperdales*) разрастания вытягивания в нижней части базидиомы, в ее основании – перидия, с тяжами мицелия внутри него, и образования затем

пустотелой ножки (*Tulostomatales*) Исходной структурой формирования настоящей ножки у гастеромицетов явилось стерильное основание независимое от глебы и перидия. Следующим этапом было проникновение его в глебу в виде стерильных жилок без определенного порядка, затем упорядоченных древовидноразветвленных жилок и наконец образование центральной паренхимы – колумеллы, у наиболее развитых видов – неразветвленной. Последняя послужила основой для формирования истоящей ножки выносящей из замкнутого перидия плодущую головку или шляпку агарикоидных гастеромицетов.

Ниже приводятся табл. 24, 25, 26, 27 для определения порядков гастеромицетов отечественных авторов советского периода отражающих их воззрения на систематику гастеромицетов и даны краткие описания порядков структур базидиом, а также рисунки характерных структур и видов гастеромицетов

Таблица 24

Ключ для определения подклассов гастероидных грибов [53]

1 Тип развития глебы – одно- или многошляпковый или кораллоподобный Глеба зрелых плодовых тел слизистая кашеобразная или распадается в порошок, содержащий только споры. Гимений состоит из базидий, которые образуют более или менее правильный палисадный слой..... *Exogasteromycetidae*

Тип развития глебы лакунарный или нетипично кораллоподобный Глеба зрелых плодовых тел изредка слизистая или распадается в порошок, который содержит споры и капиллиций. Гимений состоит из базидий, разбросанных в камерах пучками или равномерно выстилающих камеры..... *Endogasteromycetidae*

Таблица 25

Ключ для определения порядков подкласса *Exogasteromycetidae* [53]

1 Плодовые тела постоянно шаровидные, яйцевидные продолговатые или цилиндрические, без ножки или рецептакула..... 2
Плодовые тела в молодом состоянии шаровидные, яйцевидные, продолговатые, при созревании с хорошо развитой ножкой или рецептакулом..... 3
2. Глеба состоит из замкнутых камер, при созревании не распадается в порошок..... *Hymenogastrales*
Глеба при созревании распадается в порошок..... *Gastrosporales*
3. Глеба состоит из лабиринтовидных камер, из стенок которых затем формируются пластинки часто анастомозирующие, или глеба распадается в порошок..... *Podaxiales*
Камеры при созревании растворяются, а глеба превращается в слизистое вещество..... *Phalliales*

Таблица 26

Ключ для определения порядков подкласса *Endogasteromycetidae* [53]

1 Плодовые тела различны по форме и размерам наземные или полуназемные, сидячие либо с ложной или настоящей ножкой. Глеба из простых или извилистых камер..... 2
– Плодовые тела шаровидные или эллипсоидальные клубневидные, у основания с мицелиальными гажками подземные. Глеба состоит из замкнутых камер, с сетчатыми бесплодными прослойками образующими беловатые жилки. Правильный гименальный слой отсутствует..... *Melanogastrales*
2. Плодовые тела наземные, шаровидные кубковидные, мелкие, сидячие. Перидиол одна или несколько, свободно лежащие или прикрепленные фуникулюсами к стенкам перидия, освобождающиеся через его разрывы. Капиллиций отсутствует..... *Nidulariales*
Плодовые тела наземные или подземные..... 3
3. Плодовые тела сначала подземные, затем наземные, с хорошо развитой одеревеневающей ножкой заканчивающейся внизу корневидными шнурами мицелия с вольвой или без нее. Капиллиций имеется..... *Tulostomatales*
– Плодовые тела сидячие или с ложной ножкой Глеба порошистая..... 4
4 Гимений неправильный. Капиллиций отсутствует..... *Sclerodermatales*
– Гимений правильный Капиллиций хорошо развит..... *Lycoperdales*

Ключ для определения порядков Гастеромицетов [49]

I Плодовые тела обычно подземные (иногда при созревании выходят на поверхность) клубневидные, без ножки, реже с неясной или очень короткой ножкой, с тонким перидием Глеба в зрелом состоянии долго сохраняет свое первоначальное строение.

1 Камеры глебы мелкие, закрытые базидии располагаются в них без определенного порядка..... *Melanogasterales*

2 Камеры изогнутые, соприкасающиеся с друг другом со сплошным слоем гимения

А Глеба с неясно коралловидной трамой, мясистая..... *Hymenogasterales*

Б Глеба с коралловидно-разветвленной трамой, хрящевато-студенистая, изредка с колумеллой..... *Hysterangiales*

II. Плодовые тела обычно с самого начала наземные, реже сначала подземные, потом – наземные. Глеба у зрелых плодовых тел становится порошковидной пылящей или слизистой расплывающейся или распадающейся на перидиолы

1 Глеба в зрелом состоянии порошковатая пылящая особенно при надавливании на плодовое тело

А Зрелая глеба без капиллиция или с зачаточным капиллицием

а Плодовые тела сидячие..... *Sclerodermatales*

б Плодовые тела со шляпкой и ножкой..... *Podaxales*

Б Зрелая глеба с зачаточным капиллицием. Плодовые тела с ножкой (сем. *Tulostomataceae*), сидячие или с ложной ножкой (сем. *Lycoperdaceae*, *Geastraceae*).....

..... *Lycoperdaceae*

2 Зрелая глеба становится слизистой или находится в перидиолах

А. Зрелая глеба располагается в перидиолах..... *Nidulariales*

Б. Зрелая глеба становится слизистой, расположена обычно на губчатом рецептакуле различного строения; перидии со студенистым средним слоем разрывается на вершине и остается в виде вольвы на основании рецептакула..... *Phallales*

Характеристика порядков гастеромицетов [49 20 53]

Порядок *Melanogasterales*. Тип развития – ангиокарпный Форма базидиом – шаровидная клубневидная подземные (эпигейные). Глеба лакунарная, при созревании не превращается в порошковидную массу. Стенки камер (пластинки) желатинозные Гимениальный слой гнезда базидий или рудиментарный гимений. Перидий однослойный (рис. 134А).

Порядок *Hymenogasterales* Базидиомы подземные или наземные с ложной ножкой или сидячие, глеба неполностью заполняет объем основание стерильное Мицелий оплетает базидиомы, собираясь в тужи – ризоморфы Перидий двух-, многослойный Глеба камерная, камеры сферические, иногда извилисто вытянутые. Пластины мясистые, сохраняющиеся или расплывающиеся Гимений базидии у наиболее эволюционно подвинутых видов образуют на поверхности пластинок сплошной слой Базидии бутавовидные, цилиндрические, без стеригм (рис. 134Б).

Порядок *Hysterangiales*. Базидиомы подземные или наземные, клубневидные до шаровидных, грушевидных с разветвленными тужами мицелия в основании. Перидий простой, не связанный с пластинками глебы, быстро исчезающий и тогда пластинки глебы открытые. Глеба с неправильными камерами, студенистая или мясистая с более или менее выраженной колумеллой иногда доходящей до перидия Гимений хорошо выражен частично с цистидиями. Базидии длинные, двух-восьмиспоровые Споры шаровидные, шиповатые или бородавчатые Плодовые тела иногда с млечным соком (рис 134В)

Базидиомы большей частью сидячие

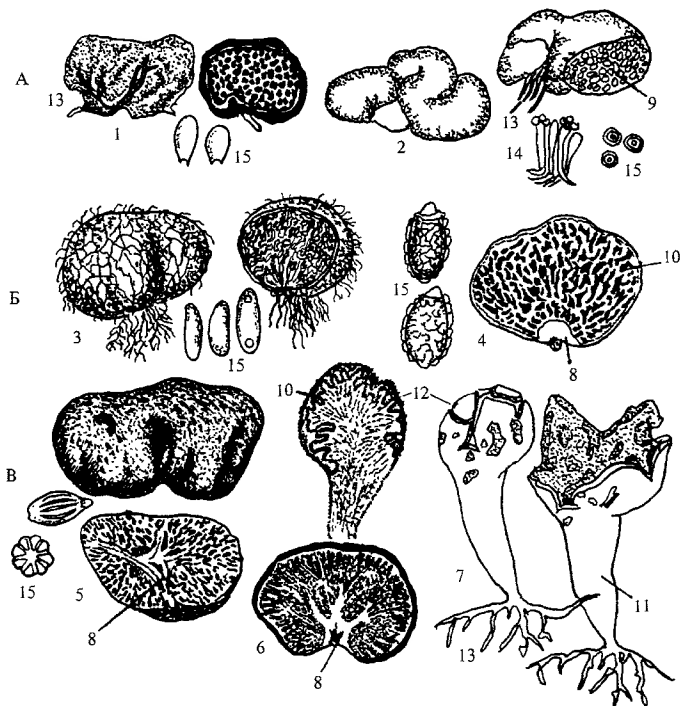


Рис 134 Типы базидиом видов порядков *Melanogasterales* (А), *Hymenogasterales* (Б), *Hysterangiales* (В) [20]: 1 – *Melanogaster variegatus* – Меланогастер пестрый; 2 – *Leucogaster floccosus* – Лейкогастер опушенный; 3 – *Rhizopogon luteolus* – Ризопогон желтоватый, 4 – *Hymenogaster tener* – Гименогастер нежный; 5 – *Gautieria graveolens* – Гаутиерия пахучая; 6 – *Hysterangium stoloniferum* – Гистерангум столононосущий, 7 – *Phallo-gaster saccatus* – фаллогастер мешковидный; 8 – колумелла, 9 – камеры глебы; 10 – пластинки, трама глебы; 11 – ложная ножка; 12 – перидий; 13 – ризоморфы; 14 – базидии 15 – споры

Порядок Sclerodermatales. Базидиомы, большей частью сидячие, изредка подземные или выступающие, шаровидные, клубневидные, изредка с неправильно ложной ножкой, основу которой составляет стерильная глеба а также ложной ножкой, которая состоит из тяжёлой мицелия, соединенных анастомозами Перидий простой реже двуслойный твердый, плотный, реже тонкокожистый Открывается на вершине неправильными лопастями или разрушается, или открывается почти правильным отверстием. Глеба без камер, иногда с просветами между сплетенными гифами ясных или неясных жилок (гастероидные плектомицеты). Базидии сливовидные или булавовидные, слегка изогнутые. Глеба при созревании порошковидная Споры сидячие или на коротких стеригмах расположенные либо на вершине, либо на сторонах базидии и на вершине Базидии четырех-двенадцатиспоровые. У некоторых видов встречается капиллиций возникающий из внутренних стенок перидия (рис 135)

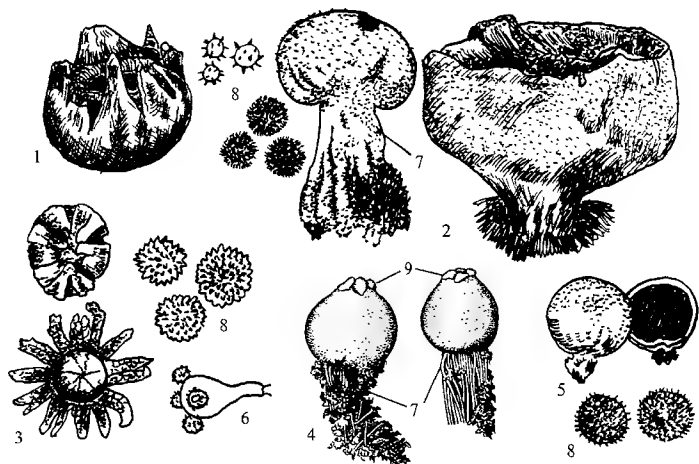


Рис. 135. Типы базидиом порядка *Sclerodermatales* [49 20]. 1 – *Scleroderma geaster* – Склеродерма звездчатая, 2 – *Scleroderma verrucosum* – Ложный дождевик бородавчатый; 3 – *Astraeus hygrometricus* – Астрейс гигрометрический; 4 – *Calastoma cinnabarina* – Каластома, краснотка киноварио-красная; 5 – *Scleroderma aurantium* – Склеродерма оранжевая; 6 – базидии; 7 – ложная ножка; 8 – споры; 9 – выросты эндоперидия формирующие отверстие для выхода спор

Порядок Lycoperdales. Базидиомы наземные или наполовину выступающие из почвы, в молодом возрасте подземные. Перидий одно-четырёхслойный, обыкновенно открывающийся на вершине одним или несколькими отверстиями или разламывающийся в верхней части. Экзоперидий отделяется от эндоперидия различно: разрывается звездовидно от вершины кольцевидно по экватору или разламывается на отпадающие куски. Глеба состоит из камер и пластинок trama. При созревании становится порошковидной Гимении нередко сплошной. Иногда имеется колумелла или базальное стерильное основание. Зрелая глеба состоит из спор и нитей капилия, простых или разветвленных. Базидии булавовидные или цилиндрические, одно-восьмиспоровые. Споры различной формы, с разнообразной поверхностью и окраской (рис. 130).

Порядок Nidulariales Базидиомы небольшие сидячие, колокольчатые или приплюснутые шаровидные, с одно-пятислойным перидием, раскрывающимся разрывом эпифрагмы, которая прикрывает вершину перидия а при отсутствии эпифрагмы – неправильным разрывом перидия.

Глеба образует от одной до нескольких шаровидных или чечевицеобразных перидиол погруженных в студенистое содержимое или прикрепленных к стенкам перидия шнуровидным функулосом. Капилий отсутствует. Базидии четырех-восьмиспоровые. Споры шаровидные или эллипсоидные, сидячие или с короткой стеригмой (рис. 136).

Порядок Phallales Молодые базидиомы шаровидные, яйцевидные, обычно белые. Перидий двух-трехслойный, с пленчатым наружным слоем – толстым студенистым, средним и тонким пленчатым – внутренним. Основание плодового тела с хорошо развитым тяжом мицелия. Внутри перидия к моменту созревания плодового тела находится рецептакул и глеба. Рецептакулы псевдопаренхимные, различной формы: решетчатые, в виде ножки, лопастей, ветвистые. Глеба слизистая, расплывающаяся, расположена на внутренней поверхности решетчатого рецептакула его лопастей, или помещается на вершине ножкообразного рецептакула, или на поверхности ячеистой шляпки расположенной на его вершине. Гимений сплошной, из базидий, покрывающих стенки камер, пока рецептакул и глеба еще находятся внутри перидия. При созревании плодового тела, после разрыва перидия, рецептакул очень быстро растет стенки камер глебы становятся студенистыми, а глеба слизистой, часто яркоокрашенной, легко стекающей с рецептакула. Споры мелкие эллипсоидные гладкие (рис. 137)

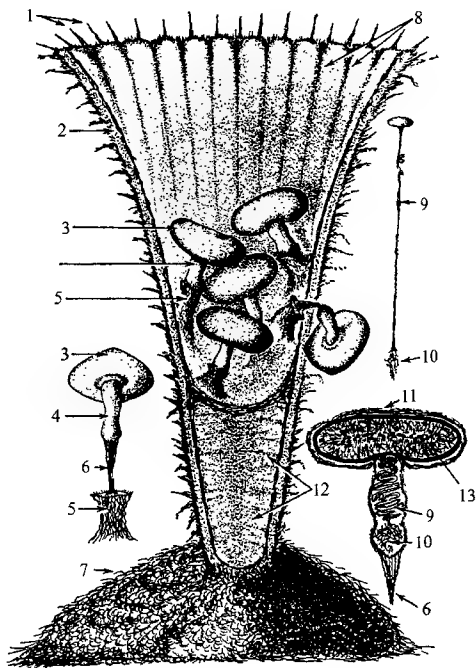


Рис 136 Строение базидиомы *Cyathus striatus* порядка *Nidulariales* [55]: 1 – щетинки; 2 – перидии 3 – перидиолы, 4 – фуникулус, 5 – чехлик; в котором расположены тяжи мицелия, прикрепляющие фуникулус к перидию; 6 – тяжи мицелия; 7 – мицелиальная подстилка; 8 – бороздки на внутренней стороне бокальчика базидиомы; 9 – распрямившийся фуникулус во время выброса перидиолы; 10 – тяжи мицелия, прикрепляющие фуникулус к перидию 11 – перидий перидиолы 12 – стерильное основание базидиомы; 13 – гименальный слой

Порядок *Podoxales*. Базидиомы большей частью наземные. Длинная или короткая ножка продолжается в колумеллу. Шляпкообразный перидий простой или двух-трехслойный, в зрелом виде часто внизу расширенный и отделяющийся от колумеллы, оставляя возле основания ножки вольву, а на ножке – иногда кольцо. Глеба полностью или частично окружена перидием и состоит из неправильных или трубчатых камер либо радиально размещающихся пластинок. Зрелая глеба или сохраняет свое первичное строение или чаще распадается на пылящую массу спор и капиллиций.

Порядок *Tulostomatales* [53]. Базидиомы шаровидные, яйцевидные или грушевидные с вытянутым деревянистым стерильным основанием или, при созревании, с хорошо развитой ножкой, на вершине которой дифференцируется расширенная головка. Перидий двуслойный. Экзоперидий твердый и хрупкий часто отпадающий и остающийся наподобие воротничка, окружающего ножку или у представителей некоторых родов в виде вольвы у ее основания. Эндоперидий пленчатый, гладкий, иногда шероховато-зернистый, твердый, прикрывающий головку, раскрывается на ее вершине отверстием или растрескивается различным образом (звездообразно, кольцевидно, неправильно и т.д.)

Ножка твердая деревянистая полая или выполненная гладкая бороздчатая или чешуйчатая у основания – с вольвой или без нее Глеба вначале состоит из камер, затем распадается в порошок различно окрашенный. Прослойки грамы хрупкие пленчатые состоят из бесформенных плотных сплетений, образованных из разветвленных бесцветных или окрашенных гиф Базидии грушевидные или булавовидные с одной-четырьмя стеригмами расположенными на вершине или по бокам Споры шаровидные или почти шаровидные иногда с выступом на вершине, орнаментированные Капиллиций простой или изредка разветвленный иногда с перегородками, бесцветный либо слабоокрашенный у представителей большинства родов прикреплен к внутренней стороне перидия Кроме капиллиция, у представителей рода *Battarreia* в глебе имеются многочисленные завитые кольцевидно или спирально слатеры (рис 138)

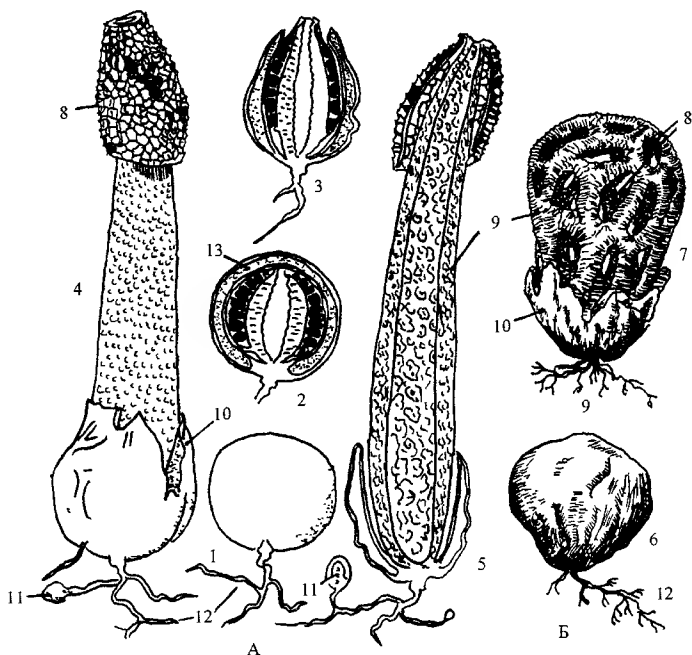


Рис. 137 Типы базидиом грибов порядка Phallales [4; 20]: А – *Phallus impudicus* – Веселка обыкновенная; Б – *Clathrus ruber* – Клатрус красный сетчатый гриб; 1 – начальная стадия развития перидий полностью покрывает базидиому ("чертовое яйцо"); 2 – "чертовое яйцо" в разрезе 3 – стадия разрыва общего покрывала перидия; 4 – развитая базидиома; 5 – разрез развитой базидиомы; 6 – базидиома сетчатого гриба, клатруса красного в начальной стадии развития 7 – зрелая базидиома, глеба находится на внутренней поверхности оранжевой сферической сетки; 8 – глеба; 9 – рецептакул; 10 – перидий, вольва; 11 – примордии – зачатки плодовых тел; 12 – шнуры мелия грибицы; 13 – желатинозный мезоперидий

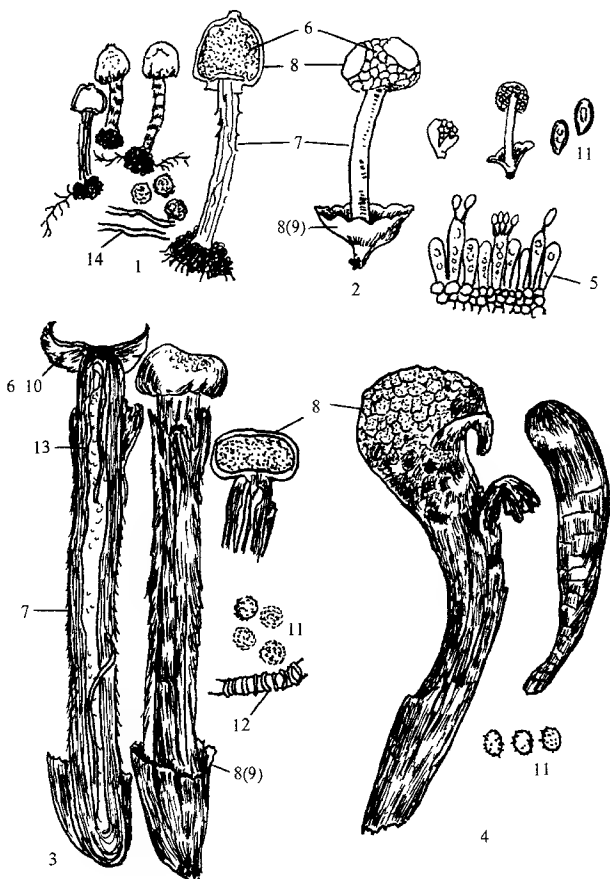


Рис 138. Типы базидиом порядка *Tulostomatales* [20] 1 – *Tulostoma brumale* – Тулостома зимняя, 2 – *Torrendia pulchella* – Торрендия хорошенькая; 3 – *Battarea phalloides* – Баттарейя веселковая, 4 – *Dictyocephalos curvatus* – Диктиоцефалос утонченный; 5 – гимениальный слой; 6 – глеба; 7 – ножка; 8 – перидий; 9 – вольва; 10 – пластинки трамы, 11 – споры; 12 – элатеры; 13 – котумелла; 14 – капиллитий

Агарикоидные Гастеромицеты. Агарикоидные Гастеромицеты – группа объединяющая роды четко связанные с агарикоидными грибами Базидиомы эпитейные либо гипогейные дифференцированные на шляпку и ножку или шаровидные, клубневидные с ножкой или без ножки и колумеллы. Споры сидячие или отламываются при созревании от стеригм

В работе Сосина [49] все агарикоидные гастеромицеты, найденные на территории СССР объединены в одно семейство секотиевых грибов – *Secotiaceae*. Ниже приводится описание семейства

Плодовые тела в большинстве случаев наземные, вначале колокольчатые, почти сидячие или с хорошо развитой ножкой. Ножка продолжается в глебе в виде колумеллы, соединяясь с вершиной перидия. Перидий при созревании отделяется от ножки или разрывается поперечной трещиной и поднимается вверх подобно шляпке агариковых. Глеба состоит из камер, с неправильными порами или анастомозирующими пластинками грамы, которые отходят от перидия и поворачиваются к колумелле или отходят от перидия и верхней части колумеллы и поворачиваются вниз. Глеба охристая оранжевая, оливково-коричневая темно-коричневая до почти черной, иногда с цистидиями, при созревании не пылящая. Споры окрашенные, гладкие или орнаментированные. Капиллиций отсутствует (рис. 139)

7.7 Группа порядков Гетеробазидиомицетов (*Heterobasidiomycetidae*)

Основными признаками гетеробазидиальных грибов является то что большинство из представителей имеют плодовые тела желатинозной консистенции и многоклеточные базидии дифференцированные на гипер и эпизидии. Строение базидии служит основным систематическим признаком деления гетеробазидиомицетов на порядки: *Auriculariales*, *Tremellales*, *Tulasnellales* и *Dacrymycetales* (см. рис. 78, 79)

Гифальная система гетеробазидиальных грибов более или менее однородна и сложена большей частью тонкостенными гифами, реже – с утолщенными стенками а также желатинозными гифами. Последние обуславливают желатинозную консистенцию плодовых тел. В строении гиф этой группы есть особенности отличающие их от других групп базидиальных грибов. Это наличие увеличенных по размерам и своеобразной формы пряжек (см. рис. 6). Стерильная часть плодовых тел покрыта очень часто хортикальными волосками из сильно изменивших свою форму толстостенных гиф. Споры большей частью одноклеточные глянцевые или окрашенные, желтоватые, буроватые. У части видов многоклеточные, муральные, имеющие до 15 перегородок в поперечных и продольных направлениях. Число перегородок является характерным признаком вида. Форма спор аллантоидная, цилиндрическая яйцевидная шаровидная, веретеновидная

Строение базидиом и систематические группы Строение базидиом менее разнообразно, чем в других группах базидиальных грибов однако развитие их в эволюционном плане шло самостоятельно от простых форм к более сложным. Самыми простыми по своему строению являются плодовые тела, широко распростертые по субстрату. Здесь следует отметить что гетеробазидиомицеты в основном сапротрофные грибы. Прimitивные виды образуют плодовые тела из тонкого и рыхлого сплетения гиф на субстрате. Этот слой гиф аналогичен субкулюму пиреномицетов или напоминает по строению прогимений Тафриновых или Экзобазидиальных грибов, спорогенные клетки которых расположены отдельными пучками и не образуют плотного гимениального слоя (порядок *Tulasnellales*, *Tulasnella*). У более развитых видов тонкое резупинатное тело сплошь покрыто слоем базидиом. Поверхность таких базидиом гладкая или покрыта стерильными шипами, к тому же, зачастую студенистой консистенции с нечетко определенным краем. Другие виды, имеющие маложелатинозную консистенцию, образуют толстые, кожистые базидиомы с ясно очерченными краями. В развитии гименофора также проявляется параллелизм с Афиллофоровыми грибами. Поверхность гимениального слоя становится вначале гладкой, затем морщинистой, бородавчатой и шиповатой. За счет этой метаморфозы гименофора увеличивается площадь гимениального слоя. Такой гименофор имеет псевдогимidium студенистый (рис. 140).

Самыми распространенными и характерными типами базидиом являются бугорковидные подушковидные, студенистые по консистенции мякоти. Эти плодовые тела имеют своеобразную особенность – вздутыми подушковидными студенистыми они бывают только в дождливую погоду. При высыхании ткани плодовых тел превращаются в сухие роговидные корочки пленки. Однако при увлажнении быстро восстанавливают свою форму. Поэтому методика сбора и изучения формы плодовых тел не вызывает особых затруднений. Сухие гербарные образцы при увлажнении быстро восстанавливают свою исходную форму. Кроме рассмотренных выше форм плодовых тел гетеробазидиомицетов весьма часто встречаются рогатиковидные прямостоячие, булабовидные, со вкосторонним (амфигенным) гимением (*Calocera*) а также лопатообразные с односторонним расположением гимения

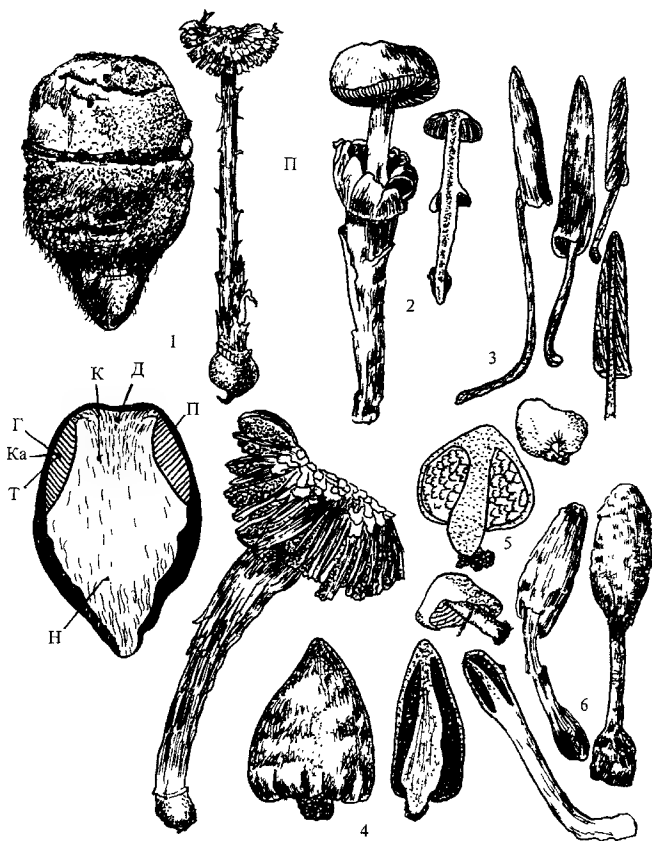


Рис. 139. Типы базидиом агарикоидных гастеромицетов [20, 49, 56] 1 – *Montagnea arenaria* – Монтагnea песчаная; 2 – *Gyrophragmium delilei* – Гигрофрагмиум Делила; 3 – *Galeropsis desertorum* – Галеропсис пустынный; 4 – *Endophtychum agaricoides* – Эндоптихум агариковидный; 5 – *Elasmomyces matiroleanus* – Эласмомицес Маттироло; 6 – *Podaxis pistillaris* – Подаксис пестиковый Г – глеба; Д – диск (шляпковидное продолжение грамы колумеллы); К – колумелла; Ка – капиллиций; Н – ножка; Т – грама пластинок; П – перидий

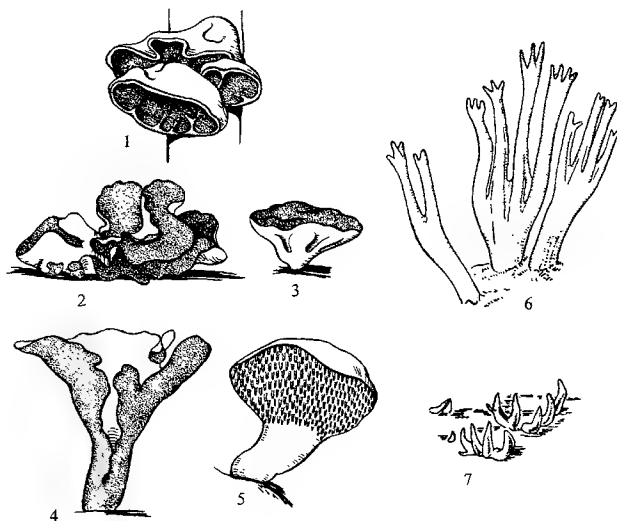


Рис. 140. Типы базидиом Гетеробазидиальных грибов (подкласс *Heterobasidiomycetidae*): порядок *Auriculariales* – 1; порядок *Tremellales* – 2, 3, 4, 5; порядок *Dacrymycetales* – 6, 7 [41; 61]: 1 – *Auricularia auricula-judae* – Аурикулярия ушковидная; 2 – *Tremella foliacea* – Треллелла листовая; 3 – *Exidia recisa* – Эксидия сжатая; 4 – *Tremiscus helvelloides* – Тремискус гелльвеллоподобный; 5 – *Pseudohydnum gelatinosum* – Псевдогидний студенистый; 6 – *Calocera viscosa* – Калоцера липкая; 7 – *Calocera cornea* – Калоцера роговидная

Для гетеробазидиальных грибов характерен как гимнокарпный тип развития плодовых тел, так и ангиокарпный. Плодовые тела последних – шаровидные на тонкой ножке и напоминают спорангии миксомицетов. Такое плодовое тело покрыто корковидным перидием, образованным стерильными верхушками базидиеносных гиф.

Ниже приводятся ключ для определения порядков (табл. 28) и краткое описание порядков

Таблица 28

Ключ для определения порядков подкласса *Heterobasidiomycetidae* [41]

I Базидии с перегородками	
1. Базидии цилиндрические или булавовидные с поперечными перегородками.....	Порядок <i>Auriculariales</i>
2. Базидии округлые, с продольными перегородками.....	Порядок <i>Tremellales</i>
II Базидии с четырьмя-семью большими вздутыми стеригмами без перегородок или с перегородками между базидией и стеригмами.....	
Порядок <i>Tulasnellales</i>	
III. Базидии цилиндрические, булавовидные или урноподобные, с двумя большими цилиндрическими стеригмами без перегородок.....	
Порядок <i>Dacrymycetales</i>	

Порядок Auriculariales [52] Плодовые тела зачаточные или хорошо выражены У простейших представителей фрагмобазидии возникают на рыхлом сплетении грибницы у большинства видов на особых плодовых телах восковато- или, чаще слизистой консистенции По расположению базидии различают гимнокарпные формы у которых они располагаются вблизи поверхности плодового тела, и ангиокарпные формы у которых они залагаются в глубине его и долго бывают прикрыты перидием Фрагмобазидии цилиндрические разделенные поперечно на 4 клетки каждая из которых формирует боковые стеригмы с одной базидиоспорой на вершине Прорастанию базидиоспор предшествует разделение их перегородками на несколько клеток, каждая из которых развивает прямые или изогнутые конидии. Последние у многих видов появляются непосредственно на конидиеносцах возникающих на грибнице

Порядок Tulasnellales [52]. Плодовые тела разнообразной формы в виде резупинатных корочек плотных лепешек, с неопределенными очертаниями, массивных слизистых или студенисто-желатинозных, мозговидных, блюдцевидных, бокаловидных тел У некоторых видов они состоят из шляпки и пенька, хорошо заметны во влажную погоду, когда разбухает их слизь. Базидии развиваются по всей поверхности, или только по внутренней или по внешней поверхности плодового тела, под покровом слизи, более или менее правильным слоем напоминающим гимений. Созревшие базидии разделены не поперек или косо (за редким исключением) а вдоль, крестообразно расположенными перегородками на четыре рядом лежащие клетки. Каждая из них образует длинный толстый отросток, переходящий в тонкую стеригму, которая высовывает наружу из слизистого покрова базидиомы На стеригме образуется базидиоспора Споры различны по форме и величине. При прорастании они делятся на несколько клеток часто дающих загнутые или прямые конидии, затем почкующиеся

Порядок Dacrymycetales [52]. Плодовые тела различной формы, студенистые или хрящеватые яркоокрашенные Они вначале отчлениют многочисленные конидии, а затем развивают базидии Базидии одноклеточные, на вершине ветвящиеся на две толстые ветви, каждая из которых несет на тонкой стеригме по одной базидиоспоре. Базидиоспоры перед прорастанием разделяются на несколько клеток На них образуются многочисленные мелкие конидии, вырастающие в грибницу

Порядок Tulasnellales [41] Плодовое тело широко распростертое, резупинатное мучнисто-паутинистое до пленчатого, сухое восковидное или студенистое, тонкое Базидии шаровидные обратнойцевидные, грушевидные или головчатые, с четырьмя (редко до 7) стеригмами одноклеточные. Стеригмы вначале почти шаровидные, затем более или менее веретеновидные или цилиндрические, суживающиеся к вершине и имеющие перегородку у основания Споры бесцветные Глеоцистиды встречаются редко

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астапенко В.В., Кутафьева Н.П. Консортивные связи макромицетов с видами рода *Betula* L. / Микология и фитопатология.-1990. Т.24. № 1. С. 3-9.
2. Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов / Моск гос ун-т М. 1988. 229 с
3. Бондарцев А.С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М. Л. Изд-во АН СССР 1953. 1107 с
4. Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения / Тр. Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. Спор. раст., 6. М. 1950. С.499-543.
5. Бондарцева М.А., Пармasto Э.Х. Семейства гименохетовые, кониофоровые, шелестистниковые. Определитель грибов СССР. Порядок Афилофоровые. Вып. 1. Л.: Наука, 1986. 192 с
6. Булах Е.М. Сем. Russulaceae Сыроежковые // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т.1. Л.: Наука, 1990. С.13-117.
7. Бункина И.А. Порядок Erysiphales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Т.2. Л.: Наука, 1990. 142 с
8. Бурова Л.Г. Экология макромицетов в лесных сообществах. Автореф. дисс. д-ра биол. наук. М. 1984. 32 с
9. Бурова Л.Г. Загадочный мир грибов. М.: Наука, 1991. 93 с
10. Васильева Л.Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. 75 с
11. Васильева Л.Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. I. М.-Л., 1959.
12. Васильева Л.Н. Агариковые шляпочные грибы (пор. Agaricales) Приморского края. Л.: Наука, 1973. 331 с.
13. Васильева Л.Н., Назарова М.М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Стационарные исследования в лесах Приморья. М.-Л., 1967.
14. Васильков Б.П. Съедобные и ядовитые грибы Средней полосы Европейской части СССР. М. Л. Изд-во АН СССР. 1948. 134 с
15. Вассер С.П. Агариковые грибы. Флора грибов Украины. Киев. Наук. думка. 1980. 327 с
16. Вассер С.П. Агариковые грибы СССР. Киев: Наук. думка, 1985. 183 с
17. Вассер С.П. Семейство Agaricaceae Агариковые // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т.1. Л.: Наука, 1990. С. 118-206
18. Горовой Л.Ф. Развитие плодовых тел базидиомицета *Amanita muscaria*, Вопросы физиологии биохимии, цитологии и флоры Украины. Киев, 1974. С. 56-59
19. Давыдкина Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, [1980. 14]с
20. Зерова М.Я., Сосін П.Е., Роженко Г.Л. В значник грибів України. Київ. Наук. думка. 1979. Т. 5 Кн.2. 564 с
21. Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений: экологические и филогенетические последствия. Ботанич. журн. 1990. 75. №8. С. 1049-1060
22. Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str. Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. №4. С. 300-314
23. Коваленко А.Е. Определитель грибов СССР. Порядок Hygrophorales. Л.: Наука, 1989. 17 с
24. Коваль Э.З. Порядок Clavicipitales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Т.2. Л.: Наука, 1990. С. 143-253
25. Купрович В.Ф., Ульянищев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. I. Минск: Наука и техника, 1975. 582 с
26. Курсанов Л.И., Наумов Н.А., Хохряков М.К. и др. Определитель низших растений. Т.4. Грибы. М. 1956.
27. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. I. Протеогонемы к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 272 с.
28. Литвинов М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 302 с
29. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: 1983. 352 с.
30. Международная колекция ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. 282 с
31. Мелик-Хачатрян Д.Г. Гастеромицеты // Микофлора АрмССР. Т.2. Вып. I. Ереван. 1971. 381 с
32. Мянля А.А. Определитель Мухоральных грибов. Киев: Наук. думка. 1974. 302 с

33. Мюллер Э., Леффлер В. Микология / Пер с нем. М.: Мир 1995. 343 с Илл.
34. Мир растений Грибы. Т 2 / Под ред. М.В.Горленко. М.: Просвещение, 1991. 478 с
35. Нахуришвили И.Г. Агарикальные грибы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1975
36. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока Грибы Т 1 Под ред С.П.Вассер. Л.: Наука, 1990. 405 с
37. Нездольного Э.Л. Сем. Cortinariaceae – Паутинниковые // Низшие растения грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т.2. Л.: Наука, 1990. С.207-370.
38. Николаева Т.Л. Ежовиковые грибы. Флора споровых растений СССР Т 6 Грибы (2) Ч Наука. 1961 432 с
39. Определитель лишайников СССР / Под ред. И.И.Абрамова. Вып.1-5. Л. Наука. 1971-1978.
40. Пидопличко Н.М. Грибы-паразиты культурных растений: Определитель Т 2 Киев: Наук думка, 1977. 298 с.
41. Райтвийр А.Г. Определитель гетеробазидиальных грибов СССР. Л.: Наука 1967 113 с
42. Райтвийр А.Г. Порядок Helotiales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т.2. Л.: Наука, 1991. С. 254-362
43. Рейзн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т.1. М Мир, 1990. 347 с
44. Решетников С.В. Эволюция бесполого размножения высших базидиомицетов Киев Наук думка. 1991. 188 с
45. Серганини Г.И. Шляпочные грибы Белоруссии Определитель и конспект флоры Минск Наука и техника, 1984 407 с
46. Скворцов А.К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с.
47. Смицкая М.Ф. Оперкулятные дискомицеты Флора грибов Украины. Киев: Наук думка, 1980 220 с
48. Смицкая М.Ф. Смык Л.В., Мережко Т.А. Определитель пиреномицетов УССР Киев Наук думка. 1986. 361 с
49. Сосин П.Е. Определитель гастеромицетов СССР. Л.: Наука, 1973. 161 с
50. Ульянцев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч.2. Л.: Наука 1978. 381 с
51. Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: Учеб пособие Л Изд во Ленингр ун та 1981. 120 с
52. Шварцман С.Р. Гетеробазидиальные (Auriculariales, Tremellales, Dacryomycetales) и автобазидиальные (Exobasidiales, Aphyllophorales) грибы // Флора споровых растений Казахстана Т.IV. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР 1964. 713 с
53. Шварцман С.Р. Филимонова Н.М. Гастеромицеты (Gasteromycetes) Алма Ата Наука, 1970 316 с
54. Ячевский А.А. Основы микологии. М.-Л.: Огиз, 1933. 1035 с.
55. Alexopoulos C.J. Einführung in die Micologie. Stuttgart und Jena. 1966. 494 s
56. Birkfeld A., Herschel K. Morphologisch – Anatomische Bildtafeln für die praktische Pilzkunde A. Ziemsens verlag. wittenberg Lutherstadt 1961-1968
57. Bohus G. New suggestions for preparing fleshy fungi for the herbarium Mycologia 1963 55 №1 128 130 p
58. Dermek A. Atlas nasich hub. Bratislava, 1979. 444 s.
59. Dermek A., Lison P. Malý atlas hub. Bratislava: Slovenske nakladateľstvo, 1979. 546 s.
60. Julich W. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze (Aphyllophorales, Heterobasidiomycetes, Gasteromycetes) Aufl. Jena. G.Fischer, 1984. 626s. (Kl. Krypt.-Fl.: Bd 2b/1, T.1).
61. Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen systems Pilze. Jena: G.Fischer, 1969. 245 s.
62. Michael E.H., Hennig B. Handbuch für Pilzfreunde. Jena, Bd 1, 1968 Bd 11 1971 Bd 111 1964 Bd 1V, 1967, Bd V, 1970
63. Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) & völlig überarb. Aufl. Stuttgart: G.Fischer, 1983. 548 s (Kl. Krypt.-fl.; Bd 2b/2 T.2).
64. Prihoda A. Houbarovok – Houbarske vychazky od Jara do zimy. Prvni vidani: P SZN 1972 393 s
65. Rayner R.W. A mycological colour chart. Kew (Surrey), 1970.
66. Singer R. The Agaricales in modern taxonomy 4th ed Koenigstein Koeltz Sci Books 1986 981 p

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

A

Absidia, 43
 Acervulales, 12; 36; 37
 Agaricaceae, 103; 110, 125, 130, 131, 139, 144
 Agaricales, 8; 9; 11; 12; 26; 27; 82; 83; 84· 102 103
 118; 119; 121; 125· 129 133 151
 Agaricineae, 103
 Agaricus, 117, 144
 Agonomycetales, 12 36
 Albatrellaceae, 96
 Albuginaceae, 36
 Albugo, 23; 36
 Amanita, 102, 116, 117, 133
 Amanitaceae, 103; 106; 110 116 125 130 132
 Amanitales, 102
 Amanitopsis, 27; 116 133
 Amoebidiales, 10
 Animalia, 6
 Aphyllophorales 11 12 17 26 82, 83 84 89 99
 103
 Ascobolaceae, 69
 Ascolichenes, 12
 Ascomycetes, 8; 10; 15; 23 31 49 94
 Ascomycota, 9· 10· 14· 23
 Ascosphaera, 52
 Ascosphaeriales 52
 Asteriales, 10
 Astraeus, 147; 151; 156
 hygromitricus, 147
 Auriculariales, 12; 81, 82 160 162 163
 Auriscalpium, 97

B

Basidiolichenes, 12
 Basidiomycetes, 8; 9; 11; 15; 31 57
 Basidiomycota, 8; 9; 11; 14· 24
 Battarea, 148; 151; 159
 phalloides 159
 Bertia, 24; 62
 Blastocladales 9
 Blastomycetales, 12; 36
 Bolbitiaceae, 26; 103, 126, 131; 139 142
 Boletaceae, 103; 115; 126; 128; 129
 Boletales, 11, 26; 83; 103; 111; 115 119, 121 125
 126; 128; 151
 Boletineae, 103
 Boletinus 117 129
 asiaticus 117

Boletopsidaceae 97

Boletus, 129

Bovista, 82; 152

nigrescens 152

C

Calastoma, 149; 156
 Caliciales, 12; 50
 Calocera, 160; 162
 cornea, 162
 viscosa, 162
 Caloporaceae, 93 94
 Calvatia, 148
 Cantharellaceae, 101
 Capnodiales, 10· 50 51 67 68
 Ceratobasidium 82
 Ceratocystis, 59
 Ceratostomatales, 10 61
 Chaetomiaceae, 58
 Chaetomiales, 50
 Chaetothyriales, 10
 Chalciaporus, 129
 Chlamydomys, 151
 Chytridiomycetes 9
 Chytridiomycota, 6 9
 Clathraceae, 147
 Clavariaceae, 92; 97
 Clavicipitales, 10; 50 52 58 61 63 94
 Clavulina, 82; 92
 Coenogoniales, 12
 Collematales, 12
 Coniophoraceae, 93; 94; 102
 Coprinaceae, 26; 103· 110· 131 139 142
 Coprinus, 27; 142
 atramentarius, 142
 Coremiales 12· 36 37
 Coriolus, 96
 Coronophorales, 10 51 61 62
 Corticiaceae, 93
 Cortinariaceae 26 103 115 126 130 131 138
 140; 141
 Cortinarius, 120 123 140
 bivelus, 140
 mucosus, 140
 Coryneliales, 50
 Crepidotaceae, 103 105 126 130 133 137
 Cyclocarpales, 12
 Cyphellaceae, 94

D

Dacrymyces, 82
 Dacrymycetales 12 82 160, 162 163
 Daedaleopsis, 96
 Daldinia, 49; 63 64
 Dematiaceae, 37
 Dendrosphaera, 57
 Deuteromycetes, 12; 21; 31 37
 Diatrypales, 51; 58; 61; 63
 Diatrype, 63
 Dictosteliomycetes, 9
 Dictyophora, 149
 Dimeriales, 10; 68
 Disciseda, 151
 Discomycetes, 51
 Dothideales, 10; 12 51 66 67, 68
 Dothiorales, 68

E

Eccrinales, 10
 Elaphomycetales, 10; 56; 57
 Endogasteromycetidae 11 153
 Endogonales, 9; 28; 43
 Endogone, 43
 Endomycetales, 10; 14
 Endomycetes, 10; 14; 15; 22; 30; 49
 Entolomataceae, 26 103; 125 129 131
 Entomophorales, 9
 Erysiphaceae, 53; 67
 Erysiphales, 10; 50; 51 55 67
 Erysiphe, 26; 54; 55
 Erysiphoideae, 55
 Euascomycetidae, 10; 44; 49 50
 Eurotiales, 10 53 56 57
 Eurotium, 54
 Excipulaceae 37
 Exidia, 82; 162
 recisa, 162
 Exobasidiales, 11; 80; 83
 Exogasteromycetidae 11 153

F

Fistulina, 94
 Fistulinaceae 94
 Fomitopsis, 96
 Fungi 4 6 7 8 12

G

Galerina, 120, 130; 139; 140
 Ganodermataceae, 96; 102
 Gasteromycetales 150

Gasteromycetidae 150
 Gasterosporiales, 11 153
 Geastraceae, 154
 Geastrum, 146; 147 148 150, 151
 fornicatum, 147
 triplex, 147 150
 Glischroderma, 151
 Glischrodermatales 11
 Gnomonia, 24; 62
 Gomphidiaceae, 103; 126 128 129
 Graphidales 12
 Gudonia, 71
 Gyalectales, 12
 Gymnocarpales 12

H

Helotiales, 10; 25, 51 69 70 71
 Helvella, 75; 76
 Hemiascomycetidae, 49; 50
 Hemisphaeriales 10 67 68
 Henasma, 82
 Hericiaceae, 97
 Heterobasidiomycetidae 12 15 24 80 81 82 84
 160; 162
 Hirneola, 82
 Hohenbuehelia, 107
 Holobasidiomycetidae 8 9 11 24, 80 81
 Humaria, 73
 rutilans 73
 Hydnaceae, 88 97
 Hydnellum, 97
 Hygrocybe, 106; 123
 fornicata, 123
 Hygrophoraceae, 82; 103, 115; 125 130 132
 Hymenochaetaceae, 86; 87; 96; 102
 Hymenogastreales, 11 151 153 154 155
 Hyphales, 12; 36; 37
 Hyphochytridiomycota, 6
 Hyphomycetales, 12; 36; 37
 Hypocreales, 10; 50; 51; 52 58 61 62
 Hyponectria, 62
 Hypoxylon, 49; 64
 multiforme, 49
 Hysterangiaceae, 147
 Hysterangiales, 11; 151, 154 155
 Hysteriales, 10 51 67 68

I

Inocybe, 27 107 109 121 131 141
 fastigiata, 109
 Irpex, 90, 96
 lacteus, 90 96

L

Laboulbeniales, 51
 Laboulbeniomycetidae 10 49
 Lachnea, 69
 Lachnocladiaceae, 102
 Lactarius, 109; 119 121 145
 deliciosus, 109
 flexuosus 145
 Lagenidiales, 9
 Langermannia, 148 152
 gigantea, 152
 Lasiosolus, 69, 73
 equinus, 73
 Lecanidiales, 51
 Leccinum, 27, 129
 Lecideales, 12
 Leconactidiales, 12
 Lenzites, 96
 Lepiotaceae, 130
 Leptomitales, 9
 Leptostromataceae, 37
 Leucogaster, 148; 155
 floccosus, 155
 Leucogastrales, 11
 Lichenales, 12
 Liciales, 9
 Limacella, 133
 Loculoascomycetidae, 10; 26 49 51 66 68
 Lycoperdaceae, 147; 154
 Lycoperdon, 148; 149; 150 152
 perlatus 150
 pyriforme 152

M

Macrolepiota, 27 110 144
 rhacodes 144
 Marasmius, 106 115 123 135
 ramealis, 123
 siccus, 135
 Medusosphaera, 55
 Melanconiaceae, 36; 37
 Melanconiales, 12; 37
 Melanogaster, 147; 149 155
 Melanogastraceae, 147
 Melanogastrales, 11 151 153 154 155
 Melanosporaceae 49
 Meliola, 67
 Meliolales, 50
 Microascales 58, 59
 Microsphaera, 54; 55
 Microthyriales 51
 Monera, 6
 Moniliales 37

Monoblepharidales, 9
 Morchella, 75 76
 conica, 76
 Mortierella, 43
 Mucedinaceae, 37
 Mucorales, 9; 13; 42
 Mycophycophyta 9 12
 Mycota, 4
 Myriangiales, 10, 12, 51
 Myxogasteromycetes, 9
 Myxomycota 6 9

N

Nectria, 24, 49; 58
 cinnabarina, 49
 Nectriaceae, 49
 Nectrioidaceae, 37
 Nematoloma, 121
 Nidulariales, 11 152 153 154 156 157

O

Ombrophila, 71
 Onygena, 56
 equina, 56
 Onygenales 10 50 53 56 57
 Oomycetes, 9
 Oomycota, 6
 Ostropales, 51
 Oudemansiella 27 82

P

Paxillaceae, 103, 126 128 129
 Peronosporales, 9; 23
 Peziza, 69; 73; 74
 Pezizales, 10; 12; 24; 25, 44 51 69 71 73 74 76
 Phacidiales, 10; 67; 68; 69
 Phallales, 11; 152; 153; 154 156 158
 Phellodon, 97
 Pholiota, 109; 121; 138
 squarrosoides 109 138
 Phycomyces, 43
 Phyllachorales, 10
 Phyllactinia, 54 55
 Physarales, 9
 Physciales 12
 Pilaira, 43
 Pilocarpales 12
 Plantae, 6
 Plasmodiophoromycetes, 9
 Pleosporales, 10; 51; 66; 67, 68
 Pleurotaceae, 103; 125; 130 133
 Pleurotus, 105; 126; 127; 133
 Pluteaceae 103 129 131

Podaxales, 153, 154
 Podaxis, 151; 161
 Podosphaera, 54; 55
 Podoxales, 11; 151; 157
 Polyporaceae, 102; 103 126, 133
 Polyporales, 11; 83; 99 103· 115 118 121, 125,
 126; 127; 130; 133
 Polyporus, 99; 115; 126 127
 Polystigmatales, 52
 Poriaceae, 96
 Protoctista, 6
 Protomycetales, 10
 Protosteliomycetes, 9
 Psathyrella, 19; 27; 121 142
 candolleana, 142
 velutina, 19; 27
 Pseudopycnidiales, 36, 37
 Pseudosphaeriales, 10; 68
 Puccinia, 32; 33; 38; 82
 Pycnidiales, 12· 36· 37
 Pycnopus, 96
 Pyrenocarpales 12
 Pyrenocarpeae, 12
 Pyrenomyceten, 50
 Pyronema, 44; 47

Q

Queletia, 148

R

Ramaria, 92
 Repetobasidium 82
 Resupinatus, 107
 Rhizinaceae, 74
 Rhodophyllaceae, 125
 Rhythmatales, 51
 Rpartites, 110
 Rizopogon, 149
 Russula, 27; 109 119 145
 vesca, 145
 virescens, 109
 Russulaceae, 103; 125
 Russulales, 11; 26; 103 118 119 120, 125 143
 145; 151
 Russulineae 103

S

Saprolegniales, 9
 Sarcodon, 97
 Sarcodontia, 90
 Sarcoscypha, 69
 Schizophyllaceae, 95 101
 Schizostoma, 148

Sclerodermatales 11 82 151 152 153 154 155
 156
 Sclerosporea, 28
 Secotiaceae, 160
 Sirobasidium, 82
 Sistotrema, 82
 Sordaria, 58
 Sordariales, 10, 49, 50, 52, 58 60 61
 Spathulosporales, 10
 Sphaeriales, 10; 12; 50 52 61
 Sphaerioidaceae, 37
 Sphaerobolaceae, 152
 Sphaeropsidales, 12; 36
 Sphaeroteca, 26; 54
 Sphaerothera, 55
 Stemonitales, 9
 Stereaceae 86
 Stictales, 12
 Stilbaceae, 37
 Strobilomycetaceae, 26 103 126 129
 Stropharia, 27; 121
 Strophariaceae, 26 103 115 126 130 131 137,
 138
 Suillus, 117, 129
 grevillei, 117
 luteus 117

T

Taphrinales, 10, 49, 80
 Teliosporomycetidae 12 24 80 81
 Thamnomycetes 64
 Thelephora, 97
 Thelephoraceae, 97
 Thelotrematales, 12
 Tremellales, 12; 82 160 162
 Trichiales, 9
 Trichocoma, 56
 paradoxa, 56
 Tricholomataceae, 8, 9 103 107 125 130 133,
 134; 135; 136; 137
 Trichomycetes, 10
 Tuberales, 10; 24; 25, 51 69 75 77
 Tuberculariaceae 37
 Tulasnella, 82; 160
 Tulasnellales, 12
 Tulostoma, 147; 148 149 150 151 159
 brumale, 150; 159
 Tulostomataceae, 147; 154
 Tulostomatales, 11; 151; 153 157 159
 Tyromyces, 96

U

Uncinula, 54 55

Uredinales, 12; 22; 31 57 82
Ustilaginales, 12

V

Valsa, 24 63
Vascellum 148
Verpa, 75
Volvariella 132

X

Xerocomus, 106; 129
Xeromphalina, 106 135
 complanata, 135
Xylaria, 58; 64
Xylariales, 10; 58 61 64
Xyllariaceae 49

Z

Zoopagales 9
Zygomycetes, 8 9 13 22, 28, 29 42 43
Zygomycota, 9

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1 ТРЕТЬЕ ЦАРСТВО ПРИРОДЫ	4
1.1 Место грибов в органическом мире	4
1.2 Систематика и классификация грибов и грибоподобных протоктистов	8
Глава 2 ТАЛЛОМ ВЕГЕТАТИВНОЕ ТЕЛО ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ПРОТОКТИСТОВ	13
2.1. Строение таллома	13
2.2. Ткани грибов	17
Глава 3. СПОРЫ	19
3.1. Строение спор	19
3.2. Спорогенез	21
3.3. Мейоспоры телеморфы	22
3.4. Споры анаморфы	27
Глава 4. КОНИДИОМА И УРЕДИНОМА	34
4.1 Морфологическое разнообразие конидиом	34
4.2 Морфологическое разнообразие уредином	37
Глава 5 ЗИГОМА	42
5.1. Морфологическое разнообразие зигом	42
Глава 6. АСКОМА	44
6.1. Тайна рождения аскомы	44
6.2. Классификация сумчатых грибов по строению сумки	47
6.3 Классификация сумчатых грибов по строению аском	49
6.4 Основные структуры аском	52
6.5. Разнообразие аском типа клейстотетий	52
6.6. Разнообразие аском типа перитеций	57
6.7 Сопутствующие структуры аском	61
6.8 Разнообразие аском Локулоаскомицетов	65
6.9 Разнообразие аском типа апотетий	69
Глава 7 БАЗИДИОМА	78
7.1 Тайна рождения базидиомы	78
7.2 Классификация базидиомицетов по строению базидии	81
7.3 Тип развития базидиом холобазидиомицетов	83
7.4 Базидиомы афиллофоровых грибов (порядок <i>Aphyllphorales</i>)	84
7.4.1. Микроструктуры базидиом и систематические группы	84
7.4.2. Макроструктуры базидиом и систематические группы афиллофоровых грибов	88
7.5 Базидиомы агарикоидных грибов (<i>Agaricales s.l.</i>)	102
7.5.1. Система <i>Agaricales s.l.</i>	102
7.5.2. Методика изучения базидиом агарикоидных грибов	104
7.5.3. Биометрия макро- и микроструктур	104
7.5.4. Характерные химические реакции	105
7.5.5 Макроструктуры базидиом и систематические группы	105
7.6 Группа порядков Гастеромицеты	146
7.6.1. Макро- и микроструктуры базидиом	146
7.6.2. Эволюция морфологических структур и систематические группы	150
7.7 Группа порядков Гетеробазидиомицетов (<i>Heterobasidiomycetidae</i>)	160
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	164
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	166

МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ

Кутафьева Наталья Петровна

Учебное пособие Кутафьевой Н.П. «Морфология грибов» можно заказать

Адрес 660041 Красноярск, пр. Свободный 79 Красноярский
государственный университет, кафедра экологии

E-mail eco1@lan.krasu.ru (желательно копию ivan@krasu.ru)

Телефон (3912) 44-67-40 кафедра экологии зав. каф. Григорьев Ю.С.

Лицензия ЛР №020372 от 29.01.97

Подписано в печать 03.02.99	Формат 60х84/8
Бумага «SvetoCopy»	Печать офсетная
Усл. печ. л. 13,3	Уч.-изд. л. 14,2.
Тираж 100 экз. Заказ 78	Цена договорная.

Издательский центр
Красноярского государственного университета

660041 Красноярск, пр. Свободный 79

Отпечатано в РИЦ КрасГУ, ООП биологического факультета
660041 Красноярск, пр. Свободный, 79, офис 44-15
тел. (3912) 44-67-40 (3)